

L'encéphalisation chez les Urodèles.

II. Analyse volumétrique des régions télencéphaliques

par Michel THIREAU *

Résumé. — Ce travail porte sur l'encéphale de 43 espèces et sous-espèces d'Amphibiens Urodèles. L'identification des régions télencéphaliques tient compte des travaux anciens mais elle prend surtout modèle sur l'organisation du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.). L'étude volumétrique des régions télencéphaliques des Urodèles s'interprète à partir de la loi de dysharmonie de croissance. L'allométrie interspécifique des Plethodontidae traduit un rythme évolutif accentué à tous les niveaux télencéphaliques. En prenant référence sur l'allométrie télencéphalique de l'ensemble des Urodèles, la transformation phylogénétique de la région olfactive des Urodèles est progressive tandis que la région subpallée est régressive, et que la région pallée est assez stable. La recherche des corrélations volumétriques liant deux à deux les régions du télencéphale met en relief le pallium dorsal et l'archipallium qui semblent être de véritables « carrefours » des connexions fonctionnelles intratélencéphaliques les plus probables.

Abstract. — This work comprises a study of the brain of 43 species and subspecies of urodele. Designations of forebrain regions agree with those of certain previous works, but are especially modelled upon the organization of the telencephalon of *Salamandra salamandra* (L.). Volumetric investigations of the urodele telencephalic areas are interpreted by the principle of disharmonic growth. Interspecific allometry in the Plethodontidae indicates the presence of a pronounced evolutive rhythm at every anatomical level of the forebrain. In reference to the allometry of the telencephalon, the phylogenetic changes within the urodele olfactory area are progressive, whereas those of the subpallial region are regressive, and the situation within the area of the pallium is fairly stable. The search for volumetric correlations linking forebrain regions two-by-two brings the dorsal pallium and archipallium into relief, so that they appear to be "crossroads" for the most likely intra-telencephalic functional connections.

—————

* Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Amphibiens), Muséum national d'Histoire naturelle, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, et Laboratoire de Neuroanatomie comparée, Université Paris VII, 2, place Jussieu, 75005 Paris.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	697
MATÉRIEL	698
MÉTHODE	700
1. Protocole expérimental.....	700
2. Traitement statistique.....	702
I. ÉTUDE QUALITATIVE DES RÉGIONS DU TÉLÉNCÉPHALE DES URODÈLES.....	704
A. — Généralités.....	704
B. — Le bulbe olfactif accessoire.....	704
1. Données préliminaires.....	704
a — L'organe de Jacobson (s.l.) des Urodèles.....	705
b — Le nerf voméro-nasal des Urodèles.....	706
2. Topographie et structure du bulbe olfactif accessoire des Urodèles.....	706
a — Étude de <i>Salamandra salamandra</i> (L.).....	707
b — Étude des autres Urodèles.....	707
C. — Les autres structures télencéphaliques des Urodèles.....	708
1. Le bulbe olfactif principal.....	709
a — La couche des « Grains ».....	709
b — La couche des cellules mitrales.....	709
c — La couche plexiforme.....	710
d — La couche glomérulaire.....	710
e — Le <i>stratum nervosum</i>	712
2. Le <i>nucleus olfactorius anterior</i>	712
3. Le septum.....	712
a — Le noyau antéro-septal.....	712
b — Le septum médial.....	714
c — La <i>pars supra foraminalis septi</i>	714
d — Le septum latéral.....	714
e — Les noyaux commissuraux.....	714
f — Le noyau inter-striato-septal.....	716
4. Le stratum.....	716
5. L'épistratum	718
6. Le pallium.....	718
a — Le pallium dorsal.....	718
b — Le pallium latéral.....	720
c — L'archipallium.....	720
7. L'amygdale	720
8. Le noyau préoptique.....	722
9. Divers : commissures, ventricles, sillons.....	722
a — Les commissures.....	722
— La commissure antérieure ou paléopalliée.....	722
— La commissure archipalliée.....	722

b — Les ventricules.....	722
— Le ventricule latéral.....	722
— Le foramen de Monro.....	724
— Le recessus préoptique.....	724
c — Les sillons.....	724
— Le <i>sulcus limitans medialis</i>	724
— L'angle dorsal.....	724
— Le <i>sulcus rhinalis</i>	724
— Le <i>sulcus endorhinalis</i>	724
— L'angle ventral.....	724
— Le <i>sulcus septi</i>	724
II. ÉTUDE VOLUMÉTRIQUE INTERSPÉCIFIQUE DES RÉGIONS TÉLENCÉPHALIQUES DES URODÈLES	726
A. — Signification phylogénétique du taux d'allométrie des relations interspécifiques somato-téleencéphaliques.	726
B. — Étude des indices de dispersion (volumétriques) des structures téleencéphaliques.	735
1. Comparaison des structures entre elles, pour un même taxon.....	736
2. Comparaison des taxons entre eux, pour une même structure.....	739
3. Étude détaillée de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral.....	741
C. — Étude des corrélations entre les structures téleencéphaliques.....	743
1. Liaisons du bulbe olfactif accessoire.....	743
2. Liaisons du bulbe olfactif principal.....	743
3. Liaisons du <i>nucleus olfactorius anterior</i>	745
4. Liaisons de l'aire palliée.....	745
5. Liaisons de l'aire subpalliée.....	745
6. Perspectives et limites de la méthode.....	746
CONCLUSION.....	749
REMERCIEMENTS	751
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	751

INTRODUCTION

Le cheminement historique et le contenu conceptuel de l'encéphalisation ont été précisés récemment par GOULD (1971), BAUCHOT (1972 *a* et *b*), BAUCHOT et PLATEL (1973), JERISON (1973).

Ce travail sur les Amphibiens Urodèles est extrait de ma thèse de Doctorat d'État (THIREAU, 1977) et porte sur l'analyse qualitative et quantitative des régions téleencéphaliques. Dans une première partie, d'une part, nous avons complété l'étude qualitative (THIREAU, 1975 *c*) du téleencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) ; d'autre part, nous avons étendu ces résultats qualitatifs sur l'inventaire, la délimitation et la topographie des régions téleencéphaliques, à un ensemble de 43 espèces et sous-espèces d'Urodèles. Dans un précédent travail (THIREAU, 1976), nous avons étudié — à partir de la loi de dysarmo-

nie de croissance (TEISSIER, 1948 et BAUCHOT, 1963) — le volume de l'encéphale et de ses étages. Dans la seconde partie de la présente étude, nous avons mené une recherche comparable sur le volume des régions télencéphaliques des Urodèles : elle débouche, d'une part, sur des résultats de nature évolutive et, d'autre part, sur des indications quant au fonctionnement probable du télencéphale des Amphibiens Urodèles.

MATÉRIEL

La Systématique des Urodèles, envisagée sous l'angle classique ou moderne, ne se présente pas comme définitive. Pourtant, notre souci immédiat est d'appuyer notre travail sur la base la plus stable possible en nommant avec soin les individus que nous étudierons. A cet effet, nous avons utilisé des ouvrages ou des articles proposant des clés de détermination et des diagnoses. Dans toute la mesure du possible, nous nous sommes entourés de l'avis de taxonomistes étrangers qui étaient habitués à l'identification de la faune de leur pays. La diagnose d'un Urodèle est rendue difficile par des facteurs tels que des variations (individuelles, géographiques, saisonnières...) qui modifient l'aspect externe des individus (taille, couleurs, ornements, caractères sexuels secondaires...). De plus, les caractères quantitatifs proposés sont souvent limités aux mensurations linéaires des individus ; elles sont tributaires d'une variabilité intrinsèque et technique qui est rarement exprimée.

Les classifications des Urodèles sont fort nombreuses, aussi était-il nécessaire d'opérer un choix motivé. Parmi les travaux anciens, nous avons retenu le catalogue de BOULENGER (1882), principalement pour les mises en synonymie. Les travaux plus récents de BRAME (1967) et GORIAM (1974) donnent une classification familiale en accord ; la classification subfamiliale adoptée est celle de BRAME. Dans la mesure où une détermination subspécifique peut être établie sans équivoque, nous utilisons la nomenclature trinominale.

Notre travail nécessitant l'analyse de paramètres quantitatifs pondéraux, il nous a semblé indispensable d'utiliser, dans toute la mesure du possible, des animaux récoltés dans la nature. Ceci nous a été facilité par six missions du Muséum national d'Histoire naturelle : n° 190 (Portugal, circuit : 13 septembre au 4 octobre 1970) ; n° 249 (France, Moulis : 18 au 27 août 1971) ; n° 207 (France, Bourg-d'Oueil : 17 au 31 juillet 1972) ; n° 86 (France, Menton : 11 au 25 avril 1973) ; n° 28 (Iran, circuit : 13 avril au 22 mai 1974) et n° 63 (Suisse, Bâle : 3 au 19 mai 1975). Nous sommes redevables aussi du dévouement efficace des personnes suivantes : M^{lles}, M^{mes}, MM. AHMADI (Téhéran), ALCHER (Paris), ANGELIER (Toulouse), ARNOLD (Berkeley), BAUCHOT (Paris), BOUILLON (Moulis), CARVER (Washington), CHABAUD (Paris), CLERGUE (Toulouse), CORSIN (Paris), CRESPO (Lisbonne), D'AUBENTON (Paris), DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (Paris), DE RICQLÈS (Paris), DE WITTE (Bruxelles), DUBOIS (Paris), FRETEY (Paris), FUHN (Bucarest), GOUBAULT (Chaumont), GUIBÉ (Paris), HÉBRARD (Marseille), HESS (Sari), JOLY (Rennes), JULIEN (Marseille), KHAZA'IE (Téhéran), KIMBALL (Bandhar-Pahlavi), KURAMOTO (Munakata), LAMOTTE (Paris), LANZA (Florence), LESCURE (Paris), MORIZOT (Washington), MUNDEL (Washington), OREJAS-MIRANDA (Montevideo), PINE (Washington), PRETNER (Postojna), SACCARAO (Lisbonne), SALDANHA (Lisbonne), SARDOU (Villefranche-sur-Mer), SENN (Bâle), SPILLMANN (Paris), THORN (Luxembourg), TORTONESE (Gênes), TUCK (Téhéran, Washington), VERDIER (Paris), WAKE (Berkeley), XAVIER (Paris), ZAGAGLIONI (Washington).

Ce travail porte sur 43 espèces et sous-espèces d'Urodèles adultes répartis ainsi dans les diverses familles : 20 Salamandridae, 14 Plethodontidae, 4 Ambystomatidae, 2 Hyno-

biidae, 2 Proteidae et 1 Amphiumidae. Pour chaque individu de la liste qui suit, nous indiquons successivement : le nom zoologique valide et le nom d'auteur, le sigle ssp. quand la sous-espèce n'a pas pu être déterminée, le sexe, la provenance et la date de récolte ¹.

SALAMANDRIDAE

- Chioglossa lusitanica* Boeage, ♀, Braga, Minho, Portugal, III-1974.
Cynops pyrrhogaster (Boie), ssp., ♂.
Euproctus asper (Dugès), ♀, Aulus-les-Bains, Ariège, France, VIII-1971.
Euproctus asper castelmouliensis Wolterstorff, ♂, Bagnères-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées, France, VIII-1972.
Euproctus montanus (Savi), ♂, Zonza, Ospedale, Corse.
Pleurodeles walhi Michahelles, ♀.
Salamandra atra Laurenti, ♀, Bergün-Bravuog, Grisons, Suisse, VII-1973.
Salamandra salamandra fastuosa Schreiber, ♂, Bourg-d'Oueil, Haute-Garonne, France, VII-1972.
Salamandra salamandra terrestris Laccpède, ♀, Rennes, Ille-et-Vilaine, France, III-1972.
Salamandrina terdigitata (Lacépède), ♂, Florence, Toscane, Italie, XII-1974.
Taricha granulosa granulosa (Skilton), ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, III-1970.
Taricha rivularis (Twitty), ♀, Sonoma, Californie, États-Unis, IV-1972.
Triturus alpestris ulpestris (Laurenti), ♂, Laharmand, Haute-Marne, France, IV-1972.
Triturus boscai (Lataste), ♀, Monforte-de-Lemos, Galice, Espagne, IV-1971.
Triturus cristatus cristatus (Laurenti), ♂.
Triturus helveticus helveticus (Razoumowsky), ♂, Saint-Aignan, Loir-et-Cher, France, III-1972.
Triturus marmoratus marmoratus (Latreille), ♂, Fontainebleau, Seine-et-Marne, France, V-1970.
Triturus montandoni (Boulenger), ♀, Dărmănești, Baezu, Roumanie.
Triturus vulgaris vulgaris (Linnaeus), ♀, Illois, Seine-Maritime, France, VI-1973.
Tylotriton verrucosus Anderson, ♂, Rakshe, Est Népal, Népal, V-1973.

PLETHODONTIDAE

- Aneides lugubris* (Hallowell), ♀, Contra-Costa, Californie, États-Unis, IV-1972.
Batrachoseps attenuatus (Eschscholtz) ssp., Alamada, Californie, États-Unis.
Bolitoglossa altamazonica Cope, ♀, Belém, Para, Brésil, XII-1972.
Desmognathus monticola (Dunn), ♀, Swain, Caroline du Nord, États-Unis.
Desmognathus quadramaculatus (Holbrook), ♂, Haywood, Caroline du Nord, États-Unis, VIII-1970.
Ensatina eschscholtzii Gray ssp., ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, IV-1970.
Ensatina eschscholtzii xanthoptica Stebbins, ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, IV-1972.
Eurycea bislineata wilderae Dunn, ♀.
Eurycea longicauda longicauda (Green), ♀, Washington, Maryland, États-Unis, V-1970.
Hydromantes italicus gormani Lanza, ♀, Valdeblore-la-Bolline, Alpes-Maritimes, France, IV-1973.
Plethodon cinereus cinereus (Green), ♂, Carroll, Maryland, États-Unis, IV-1970.
Plethodon glutinosus glutinosus (Green), ♂, Bedford, Pennsylvanie, États-Unis, IV-1970.
Plethodon jordani shermani Stejneger, ♂, Macon, Caroline du Nord, États-Unis.
Plethodon richmondi richmondi Netting et Mittleman, ♂, Bedford, Pennsylvanie, États-Unis, IV-1970.

AMBYSTOMATIDAE

- Ambystoma maculatum* (Shaw), Charles, Maryland, États-Unis, III-1970.
Ambystoma texanum (Matthes), ♀, Columbia, Missouri, États-Unis, V-1971.
Dicamptodon ensatus (Eschscholtz), ♀, Berkeley, Californie, États-Unis, V-1972.
Rhyacotriton olympicus olympicus (Gaije), ♂, Berkeley, Californie, États-Unis, V-1972.

1. Dans quelques cas, les animaux ont été achetés ; il n'a pas été possible d'obtenir de renseignements sur leur provenance ou la date de leur récolte.

HYNOBIIDAE

Hynobius naevius (Schlegel), ♀, Hiroshima, Honshu, Japon.

Onychodactylus japonicus (Houttuyn), ♂, Hinoemata, Fukushima, Japon, VI-1972.

PROTEIDAE

Necturus maculosus (Rafinesque) ssp., ♂.

Proteus anguinus Laurenti, ♂, Planina, Slovénie, Yougoslavie, XI-1971.

AMPHIUMIDAE

Amphiuma tridactylum Cuvier, ♂.

MÉTHODE

1. Protocole expérimental

L'encéphale peut difficilement être extrait frais de la boîte crânienne sans risque d'altérations préjudiciables à son étude histologique¹ ; une fixation différée n'est guère recommandable non plus. En conséquence, nous avons pratiqué une préfixation d'une demi-heure avant de sectionner les nerfs crâniens (dès leur émergence) et la moelle épinière (au niveau de la première paire de nerfs rachidiens). L'encéphale est pesé à 10^{-4} g près ; la précision (ou erreur relative) croît avec le poids encéphalique mais elle reste minime en comparaison de la variabilité biologique.

La majorité des encéphales (40 sur 43) a été fixée au Bouin aqueux (48 h). Quelques encéphales ont été fixés (72 h) à l'AFA² ; il s'agit de *Desmognathus monticola*, *Desmognathus quadramaculatus* et *Taricha granulosa*. Les encéphales dans le Bouin ont été pesés, en général, quelques heures après leur immersion. Le travail de BAUCHOT (1967) a montré que ce poids initial est une estimation convenable du poids encéphalique frais ; cela est moins vrai pour les Urodèles car leur encéphale subit, dans ce fixateur, une rétraction précoce. À l'inverse, l'AFA entraîne un gonflement dont nous avons tenu compte.

Le poids somatique est plus sûr avec des animaux sauvages. En effet, la captivité peut entraîner des variations somato-pondérales (importantes parfois) qui ne sont pas l'expression d'une variabilité naturelle. En conséquence, dans toute la mesure du possible, nous avons étudié des individus fraîchement capturés. Par ailleurs, nous avons veillé à ce que les Urodèles issus d'un élevage ne soient ni engraisés ni amaigris. Afin d'éliminer les éventuelles différences de réplétion du tractus digestif, d'un individu à l'autre, nous les avons mis à jeun pendant les quelques jours précédant la pesée. Les femelles présentaient parfois des gonades à un état de maturité avancé ; nous avons éliminé la majorité des ovoocytes pour calculer un poids somatique corrigé qui est plus significatif. La pesée corporelle se fait, dans

1. Pour le détail des techniques d'histologie nous renvoyons, en particulier, aux travaux de MARTOJA et MARTOJA (1967), GABE (1968).

2. Alcool 80° : 9 parties, formol 30 % : 1 partie, acide acétique : 0,5 partie.

la majorité des cas, à 10^{-2} g. On peut ainsi s'attendre à une précision de l'ordre de 1 %, ce qui constitue une erreur technique minime.

Après cette présentation de la méthode d'étude macroscopique, nous traiterons de l'estimation microscopique du volume total ou régional du télencéphale.

Tous les encéphales ont été colorés sur coupes au violet de crésyl qui permet de reconnaître les diverses régions télencéphaliques. Nous venons de voir que la rétraction due aux fixateurs ne perturbe guère (sous certaines conditions) le volume du télencéphale ; en revanche, l'ensemble des traitements d'histologie qui conduisent l'encéphale sur lames entraînent une rétraction importante. Le volume du télencéphale et de ses régions étant mesuré sur coupes, il est donc indispensable de chiffrer la rétraction qu'ils subissent (avec l'ensemble de l'encéphale) pour en indiquer les valeurs fraîches. Dans la mesure où le traitement histologique est constant (après la fixation) l'on pourrait penser que l'intensité de la rétraction est elle-même constante : il conviendrait alors de la chiffrer une fois pour toutes. Or, l'expérience a montré que la rétraction varie d'un encéphale à l'autre, donc le calcul d'un coefficient de rétraction individuel est la solution la plus longue mais la meilleure.

La méthode de recherche du coefficient de rétraction (K) nécessite de connaître le volume de l'encéphale sur coupes. A partir de sections transversales ($10\text{ }\mu\text{m}$) de l'ensemble de l'encéphale, nous établissons une série de photogrammes équidistants de n millimètres. A priori, plus leur nombre est élevé, meilleur devrait être le résultat escompté. En fait, BAUCHOT et PLATEL (1974) ont montré qu'il est inutile d'utiliser plus de 50 photogrammes pour un Scincidé de taille proche de celle d'une Salamandre. Tous les photogrammes sont tirés au même grandissement final et dans les mêmes conditions techniques. Les sections complètes de l'encéphale sont dégagées au ciseau (du reste du photogramme), puis elles sont pesées (P1). L'on établit ensuite une série d'étalons de 1 mm^2 , compte tenu du grandissement des photogrammes. Leur poids moyen P2 permet de connaître la surface totale des sections de l'encéphale par la formule $S\text{ mm}^2 = P1/P2$. Le volume reconstitué de l'encéphale est alors $Vr\text{ mm}^3 = S. n$. L'on peut admettre que la densité de l'encéphale est très proche de l'unité ; volume et poids reconstitués sont identiques ($Vr = Pe r$). Nous avons mesuré, macroscopiquement, le poids encéphalique frais $Pe f$; l'estimation de la rétraction (K) est immédiate : $K = Pe f / Pe r$.

Ce coefficient de rétraction s'applique au volume de l'encéphale pris dans son entier ou, dans le cas qui nous intéresse, au volume du télencéphale ou de toutes ses régions mesurées sur coupes.

Le découpage de l'encéphale en 50 niveaux équidistants est suffisant pour déterminer sa rétraction totale. Pour l'étude détaillée du télencéphale, nous avons réalisé environ 30 photogrammes ; dans ces conditions, même les régions peu étendues sont représentées au moins par 3 niveaux pour déterminer leur volume. En somme, l'estimation du volume télencéphalique (ou de ses régions) est une reconstruction sériée de photogrammes transversaux.

Enfin, insistons sur l'aspect constant, d'un individu à l'autre, de l'ensemble du protocole expérimental ; c'est en effet une condition nécessaire à l'établissement de comparaisons. En ce sens, le caractère perfectible de la méthode n'est qu'une condition auxiliaire : le protocole expérimental étant suffisamment élaboré, il nous semble plus important de s'attacher à son emploi répétitif qu'à une quelconque amélioration de détail.

2. Traitement statistique

L'intuition géniale de BRANDT (1867), formulée par SNELL (1892), sur la croissance encéphalique, est un cas particulier de l'allométrie de croissance définie par HUXLEY (1932) et TEISSIER (1934). C'est avec VON BONIN (1937) que débutent les travaux modernes sur l'encéphalisation dont le développement s'est fait essentiellement dans les écoles de Kiel (W. HERRE), Francfort-sur-le-Main (H. STEPHAN), Los Angeles (H. JERISON), Cambridge, Harvard University (S. J. GOULD) et Paris (R. BAUCHOT).

La fonction allométrique $Y = b.X^\alpha$ — dont l'historique a été fait par BAUCHOT (1972 a) pour l'encéphale des vertébrés — « traduit des relations aussi dissemblables que celles qui peuvent unir un jeune animal et l'adulte correspondant, deux adultes de la même espèce, ou deux adultes d'espèces différentes » (TEISSIER, 1948). Autrement dit, la liaison Y-X se trouve représentée par la même fonction puissance pour une dispersion intra- ou interspécifique. La représentation de cette fonction puissance est une droite après transformation logarithmique, ce qui facilite le traitement de ses paramètres.

La présente étude est interspécifique ; les données brutes Y et X représentent le volume du télencéphale ou de l'une de ses régions pour Y, et le poids somatique pour X. L'on a préféré le choix du poids somatique à celui d'une variable métrique conformément à des résultats antérieurs (THIREAU, 1975 a).

L'allométrie (α) liant Y à X exprime l'inégale sensibilité des 2 paramètres au même ensemble de fluctuations. La corrélation (r) exprime la dispersion des points figuratifs autour de la droite d'allométrie ; elle est d'autant plus étroite que le nombre de fluctuations liées est grand. Plusieurs méthodes de calcul permettent de déterminer la pente (α) de la droite d'allométrie du nuage de points des variables liées Y-X ; il s'agit : du coefficient de régression, de l'axe principal de l'ellipse de distribution, de l'axe majeur réduit (AMR). L'AMR est la transposition, dans le calcul, d'une méthode d'interpolation graphique rendant minimale la somme du produit des écarts de Y pour X constant et de X pour Y constant. Sa construction étant symétrique par rapport aux variables Y et X, la pente de cette droite est indépendante de la valeur du coefficient de corrélation (r) de la liaison Y-X. Si le problème de l'expression de l'allométrie n'a pas de solution unique, son calcul par l'axe majeur réduit (AMR) est retenu par TEISSIER (1948). Les travaux ultérieurs de cet auteur ont montré le bien-fondé de ce mode d'expression : « ... quand les informations se limitent à celles qu'apporte la connaissance de deux mesures pratiquées sur chacun des individus étudiés, l'axe majeur réduit est généralement la droite d'ajustement qui fournit l'estimation la plus raisonnable de la relation structurale cherchée » (TEISSIER, 1961).

Les valeurs de l'allométrie AMR (α) varient avec la nature du paramètre Y de la relation Y-X mais elles expriment dans tous les cas une *transformation phylogénétique* des dispersions interspécifiques. L'allométrie (AMR1) de la relation télencéphale — poids somatique peut servir de référence pour l'étude de l'allométrie (AMR2) des relations du type région télencéphalique — poids somatique : les régions télencéphaliques *progressives* ont une transformation phylogénétique rapide ($AMR1 < AMR2$), tandis que les régions télencéphaliques *régressives* ont une transformation phylogénétique lente ($AMR1 > AMR2$).

Pour calculer le facteur b de la relation $Y = b.X^\alpha$, il faut définir une allométrie de référence stable. Théoriquement, l'allométrie poids encéphalique — poids somatique

(AMR = 0,5391 ; THIREAU, 1976) est la plus appropriée pour représenter l'encéphale des Urodèles à tous les niveaux anatomiques car elle exprime très exactement la moyenne pondérée de l'ensemble des allométries partielles des régions encéphaliques, nous lui avons préféré l'allométrie un peu plus faible (AMR = 0,52) qui nous avait déjà servi pour le calcul des valeurs de b (THIREAU, 1976). Le calcul du facteur b rend nécessaire la définition d'une série de couples ($Y^0-X... Y_n-X$) de référence qui peuvent être :

- soit les centres de gravité des n distributions ($Y-X$) d'un ensemble quelconque d'espèces ;
- soit les centres de gravité des n distributions ($Y-X$) d'un lot d'espèces sélectionnées ;
- soit les n données ($Y-X$) propres à un individu, choisi au sein d'un lot, d'une espèce représentative.

La première solution avait été retenue précédemment (THIREAU, 1975 *b* et 1976) et avait conduit à l'identification d'un lot d'espèces de « base » (THIREAU, 1976) qui aurait pu servir intégralement de référence. En fait, à partir de ce lot, nous avons recherché une référence plus concrète par l'extraction d'une seule espèce représentative. Nous estimons indispensable que l'individu retenu soit bien caractéristique de l'espèce de référence ; il doit donc être extrait d'un échantillon relativement abondant (THIREAU, 1977, tabl. II). Nous pouvons choisir entre *Triturus vulgaris* (15 individus), *Plethodon cinereus* (11 individus) et *Triturus montandoni* (9 individus) qui représentent une encéphalisation moyenne au sein des Salamandridae et des Plethodontidae (THIREAU, 1975 *b*). La diversification (D) des étages encéphaliques de *Triturus vulgaris* est particulièrement restreinte ($D = 13$) (THIREAU, 1975 *b* et 1977) ; c'est la plus étroite parmi le lot d'Urodèles de « base ». Nous retiendrons donc un individu de cette espèce car toutes les autres espèces du lot de « base » ont une diversification plus élevée et apparaissent ainsi moins représentatives du modèle encéphalique élémentaire.

Le facteur b sera calculé sur la base du télencéphale de *Triturus vulgaris* et pour une allométrie AMR = 0,52. b représente l'ordonnée à l'origine de la relation $Y = b \cdot X^a$. Pour chacun des points figuratifs du nuage de dispersion interspécifique des couples $Y-X... Y_n-X$, on peut mener la parallèle à la droite d'allométrie ; les ordonnées origine correspondantes sont b_1 , b_2 , $b_n...$ En portant b à 100, on déduit des *indices de dispersion (volumétriques)*

des régions télencéphaliques : $Id_1 = \frac{b_1 \cdot 100}{b}$, $Id_2 = \frac{b_2 \cdot 100}{b}$, ... $Id_n = \frac{b_n \cdot 100}{b}$. Ces valeurs

Id_1 , Id_2 , ... Id_n représentent, pour une espèce quelconque, les volumes soit du télencéphale, soit de l'une de ses régions ; chez *Triturus vulgaris*, $Id_1 = Id_2$, ... $Id_n = 100$. La marge de variation intraspécifique qui entoure chacun des indices a déjà été déterminée (THIREAU, 1975 *d* et *e*, 1977) et ne sera pas reproduite dans le présent travail.

Enfin, il est possible, par le biais de cette étude volumétrique, de rechercher les connexions fonctionnelles les plus probables qui lient les régions télencéphaliques des Urodèles. C'est ce que permet la recherche des coefficients de corrélation (r) liant les volumes des régions télencéphaliques prises 2 à 2 pour l'ensemble des Urodèles. En effet, plus r est proche de 1, plus il y a de chances qu'existe une connexion fonctionnelle entre les deux structures en cause. Quand $r = 0,7071$, il y a 50 % de chances pour que les variations d'une structure soient dues aux variations de l'autre structure (on a alors $r^2 \% = 50$). L'on pourrait rete-

nir cette valeur comme seuil en deçà duquel la corrélation fonctionnelle est peu probable. Nous avons préféré déterminer un seuil, cas par cas, en calculant la moyenne des coefficients r^2 % de l'ensemble des couples que l'on peut constituer entre chacune des structures télencéphaliques et toutes les autres.

1. ÉTUDE QUALITATIVE DES RÉGIONS DU TÉLENCÉPHALE DES URODÈLES

A. — GÉNÉRALITÉS

Pour l'étude de chaque espèce, nous n'avons pas jugé nécessaire d'entreprendre un travail qualitatif et quantitatif aussi approfondi que chez *Salamandra salamandra* (cf. THIREAU, 1975 c). En effet, dans un groupe homogène comme les Urodèles, l'identification et la délimitation des régions encéphaliques peuvent s'établir aisément autour du modèle que fournit l'étude de *Salamandra salamandra*.

En ce qui concerne la délimitation des étages encéphaliques, les structures frontières que nous avons identifiées chez la Salamandre ont été aisément reconnues chez toutes les autres espèces. L'étude détaillée des structures télencéphaliques ne présente pas non plus de réelles difficultés — à l'exception du bulbe olfactif accessoire sur lequel nous reviendrons — puisque le même plan architectural se répète dans toutes les espèces. Les structures télencéphaliques des Urodèles peuvent être identifiées et délimitées par une simple coloration au violet de crésyl quand celle-ci se trouve complétée par les résultats de l'étude de la Salamandre. En effet, la topographie des structures est fort constante et leur identification ne présente pas d'équivoque possible. De plus, l'agencement, la densité et le diamètre nucléaires sont assez variables entre structures contiguës pour que, au minimum, l'un d'entre eux puisse permettre une délimitation « objective ». Enfin, la coloration au violet de crésyl est d'une intensité inégale d'une structure à l'autre.

Pour suivre l'interprétation des structures télencéphaliques des Urodèles, nous proposons une abondante illustration tirée du calque de certains de nos photogrammes (fig. 1 à 9). Sur ces figures, chaque espèce est représentée par trois niveaux transversaux — a, b et c — les niveaux a et c se situent respectivement aux tiers antérieur et postérieur du télencéphale, le niveau b est moyen ¹. Cette illustration indique les limites des structures télencéphaliques et elle traduit leur encombrement cellulaire : « Ce que l'œil perçoit le plus facilement sur des coupes colorées par la méthode de Nissl, c'est en effet la proportion de ce qui est coloré en violet (les cellules) par rapport au fond » (BAUCHOT, 1963).

B. — LE BULBE OLFACTIF ACCESSOIRE

1. Données préliminaires

Classiquement, chez les Tétrapodes, on considère que le bulbe olfactif accessoire est connecté à un épithélium voméro-nasal par le nerf voméro-nasal. Une étude du bulbe

1. *Hydromantes italicus* (fig. 1) est représenté par 6 niveaux.

olfactif accessoire limitée à l'interprétation des coupes du télencéphale rostral des Urodèles n'est pas suffisante car il n'y a pas toujours de critères nets pour sa mise en évidence¹. Nous avons recherché dans la littérature — par l'étude des structures voméro-nasales — une argumentation indirecte sur la présence ou l'absence du bulbe olfactif accessoire².

a — *L'organe de Jacobson (s. l.) des Urodèles*

On peut trouver dans FRANCIS (1934) un aperçu historique de la polémique qui suivit la mise en évidence par SEYDEL (1895) d'un organe de Jacobson (s. l.) chez les Amphibiens. PARSONS (1967) pense — tout comme SEYDEL — que l'épithélium voméro-nasal latéral (du *cavum nasi proprium*) des Urodèles constitue un organe de Jacobson (s. l.) qui est décrit sous divers noms dans la littérature allemande : « seitliche Nasenrinne », « lateralen Anhang », « hintere Rinne »...

Chez les Amphiumidae, l'avis des auteurs est partagé puisque selon ANTON (1908), BRUNER (1914) et NOBLE (1931), il existerait un organe de Jacobson proche de celui des Urodèles évolués tandis que, d'après HIGGINS (1920) et HERRICK (1921), l'organe de Jacobson serait absent. Chez les Proteidae, la situation est claire car les auteurs s'accordent pour noter l'absence d'organe de Jacobson chez *Necturus* et *Proteus* (SEYDEL, 1895 ; ZUCKERKANDL, 1908 ; ANTON, 1911 ; BRUNER, 1914 ; HIGGINS, 1920 ; HERRICK, 1933 et DURAND, 1971).

Selon les données de la littérature, l'organe de Jacobson est toujours présent dans les autres familles d'Urodèles que nous avons étudiées :

HYNOBIIDAE

Hynobius keyserlingii (Dyhowski) : MEDVEDEVA, 1968.

Onychodactylus sp. : OKAJIMA, 1910.

Ranodon sibericus Kessler : MEDVEDEVA, 1968.

SALAMANDRIDAE

Notophthalmus viridescens (Rafinesque) = *Diemictylus viridescens* : HIGGINS, 1920.

Salamandra salamandra (Linné) = *Salamandra maculata* : SEYDEL, 1895 ; HIGGINS, 1920 et FRANCIS, 1934.

Salamandrina terdigitata (Lacepède) = *Salamandrina perspicillata* : ZUCKERKANDL, 1910.

Triturus alpestris (Laurenti) = *Triton alpestris* : BURCKHARDT, 1891 ; SEYDEL, 1895 ; ZUCKERKANDL, 1910 et SCHUCH, 1934.

Triturus cristatus (Laurenti) = *Triton cristatus* : HIGGINS, 1920.

Triturus cristatus karelinii (Strauch) : MEDVEDEVA, 1968.

Triturus vulgaris (Linné) = *Triton taeniatus* : BURCKHARDT, 1891 et MEDVEDEVA, 1968.

AMBYSTOMATIDAE

Ambystoma maculatum (Shaw) = *Ambystoma punctatum* : HIGGINS, 1920.

Ambystoma mexicanum (Shaw) = *Siredon pisciformis* : SEYDEL, 1895 et ZUCKERKANDL, 1908.

Ambystoma opacum (Gravenhorst) : ZUCKERKANDL, 1910.

PLETHODONTIDAE

Hydromantes italicus Dunn = *Spelerpes fuscus* : ZUCKERKANDL, 1910.

Plethodon cinereus (Green) = *Plethodon erythronotus* : HIGGINS, 1920.

Plethodon glutinosus (Green) : ZUCKERKANDL, 1910.

1. Voir THIREAU, 1975 c.

2. Il conviendrait de réaliser un travail comparable à celui de GABE et SAINT-GIRONS (1976).

Cette liste rassemble principalement les espèces dont nous avons fait l'étude ; pour un complément bibliographique, il est conseillé de se reporter aux travaux de SEYDEL (1895), ZUCKERKANDL (1908), SCHUCH (1934) et MATTHES (1934).

b — *Le nerf voméro-nasal des Urodèles*

La situation est assez confuse à son sujet ; il suffit pour s'en convaincre de relever quelques données de la littérature.

D'après BURCKHARDT (1891), chez *Triturus alpestris*, le rameau ventral du nerf olfactif innerve l'épithélium voméro-nasal tandis que le rameau dorsal innerve l'épithélium olfactif. Vers le téléencéphale, le nerf olfactif présente un mélange de fibres qui est bien plus accentué chez *Triturus alpestris* que chez *Triturus vulgaris*. Les résultats de COGHILL (1902) chez *Ambystoma trigrinum* et d'HERRICK (1921) chez *Ambystoma maculatum* ont montré combien il est difficile de suivre l'innervation de l'épithélium voméro-nasal. Ces auteurs reconnaissent un rameau antérieur et un rameau postéro-latéral (du nerf olfactif) qui présentent entre eux un mélange de fibres. Le rameau postéro-latéral gagne principalement l'épithélium voméro-nasal mais, pour HERRICK, le bulbe olfactif accessoire reçoit aussi des fibres provenant de l'épithélium olfactif. Bien que les Proteidae soient dépourvus d'organe de Jacobson (s. l.), NORRIS (1911) a montré que le nerf olfactif de *Necturus* présente deux rameaux distincts dès le téléencéphale ; chez *Proteus* (DURAND, 1971) la ramification du nerf olfactif n'est pas aussi précoce. NOBLE (1931) nous semble très optimiste quand, après l'étude de l'organe de Jacobson des Urodèles, il déclare : « The olfactory nerve fibers extending to Jacobson's organ frequently form a bundle distinct from those connecting with the remainder of the nasal chamber. » PARSONS (1967) propose un schéma (fig. 1 D, p. 400) qui résume bien la situation avec ce qu'elle comporte de complexité : « All of the fibers from the vomero-nasal epithelium pass ventral to the nasal cavity in their path to the bulb and tend to enter the accessory bulb while those from the olfactory epithelium may pass either dorsal or ventral to the nasal cavity and tend to enter the main bulb. »

Il apparaît donc, d'après ces quelques lignes, que l'étude de l'innervation voméro-nasale des Urodèles ne fournit pas de résultats bien nets.

2. Topographie et structure du bulbe olfactif accessoire des Urodèles

Dans son travail de 1921, HERRICK insiste plusieurs fois sur la difficulté qu'il éprouve à différencier le bulbe olfactif accessoire du bulbe olfactif principal chez l'Ambystome : « The olfactory bulb is lateral, with an imperfectly differentiated accessory bulb... » En 1924, HERRICK précise « the lamination of the accessory bulb is similar (à celle du bulbe olfactif principal), though the arrangement is less regular ». En fait, le cas de l'Ambystome est l'un des plus difficiles qui soit parmi les Urodèles. NIEUWENHUIS (1967), dans son travail d'ensemble sur les centres et les tractus olfactifs des Vertébrés, reprend, à propos des Amphibiens, les remarques d'ARIËNS KAPPERS et coll. (1936) sur le bulbe accessoire : « The olfactory bulb has a cellular structure similar to that of the olfactory bulb proper, but on the whole its elements show less regular arrangement. » Ceci est partagé, chez les Anoures, par HOFFMAN (1963) ; de plus, selon cet auteur, le bulbe olfactif accessoire « varies markedly in size and, in rare instances, appears to be absent in some tailless amphibians ». En 1967,

PARSONS écrit à propos des Urodèles : « ... the main and accessory olfactory bulbs, the latter being a rather indistinct posterior prolongation of the lateral side of the main olfactory bulb ». Nous constatons que la littérature apparaît comme assez laconique quant à l'étude de la structure et de la topographie du bulbe olfactif accessoire des Urodèles. Nous pensons que l'étude de *Salamandra salamandra*, par un ensemble de colorations et réactions qualitatives, devrait permettre d'une part de préciser cette question, d'autre part de proposer un modèle pour l'étude des autres Urodèles.

a — *Étude de Salamandra salamandra (L.)*

Dans un article antérieur (THIREAU, 1975 c) sur cette espèce, nous n'avions pas su individualiser le bulbe olfactif accessoire. La mise en évidence de cette structure nécessite une étude très attentive des coupes en raison de sa petite taille, de son arrangement cellulaire et de sa position. Le bulbe olfactif accessoire de la Salamandre est en position dorso-latérale externe, à l'arrière du bulbe olfactif principal caudal. L'examen externe de l'encéphale relève une petite protubérance que l'on retrouve sur des coupes transversales à l'emplacement de la zone glomérulaire. Les « grains » et les cellules mitrales forment une seule couche où se mélangent les deux catégories nucléaires. Cette couche coiffe la zone glomérulaire dans les niveaux moyens mais, en arrière, elle occupe tout le bulbe olfactif accessoire. Ce dernier est assez étendu car il débute en même temps que l'archipallium et s'achève avec l'apparition du striatum. Le bulbe olfactif accessoire est bordé par le pallium latéral, les grains, les noyaux mitraux et les glomérules du bulbe olfactif principal caudal ; à aucun moment il n'atteint le ventricule latéral¹.

Dans son travail sur *Salamandra salamandra* (= *S. maculosa*), KRETH (1930) reconnaît une *formatio bulbaris pars posterior* en s'interrogeant sur son homologation à un bulbe olfactif accessoire (= *bulbulus accessorius*). Nous venons de montrer l'individualité de cette structure chez la Salamandre ; il semble également que l'on puisse la considérer comme synonyme (du moins en partie) du *nucleus postolfactorius lateralis* de KUHLENBECK (1921).

b — *Étude des autres Urodèles*

Si l'on s'en tient aux données de la littérature, le bulbe olfactif accessoire a été représenté chez quelques espèces seulement. Chez *Triturus* sp., BENEDETTI (1928) distingue un bulbo olfactorio accessorio ; à propos de *Triturus cristatus* (= *Triton cristatus*), l'auteur signale la présence de cellulae bulbares dorsales, zone nucléaire du bulbe olfactif accessoire. BINDEWALD (1914) signale un *bulbulus accessorius* chez *Ambystoma tigrinum* ; cette structure présente un *stratum semi lunare* qui représente la couche nucléaire du bulbe olfactif accessoire. Nous pensons que le *nucleus postolfactorius laterales* de KUHLENBECK (1921) chez *Ambystoma mexicanum* (= *Siredon pisciformis*) est probablement l'équivalent (en partie tout du moins) du bulbe olfactif accessoire. Chez *Ambystoma tigrinum*, HERRICK (1948) représente un *bulbulus olfactorius accessorius*. Chez *Necturus maculosus*, HERRICK (1921) déclare : « There is an accessory olfactory bulb very poorly differentiated from the

1. A l'aide du matériel qui a servi dans THIREAU, 1975 c, nous précisons que : l'imprégnation de Bodian et la triple coloration de Flemming mettent en évidence la zone glomérulaire qui est séparée, par quelques noyaux, de son homologue dans le bulbe olfactif principal caudal ; la triple coloration de Flemming révèle quelques globules lipidiques petits ou de taille moyenne disséminés aussi bien parmi les noyaux que dans les glomérules.

rostral portion of the bulb. » Cette position n'est pas entérinée ultérieurement (cf. HERRICK, 1933). Quant à *Amphiuma means*, selon HERRICK (1921) « ... there is no clearly defined accessory bulb ». Nous n'avons pas mis en évidence un bulbe olfactif accessoire chez *Necturus maculosus* ; en revanche, chez *Amphiuma tridactylum*, il est probablement présent sur quelques coupes. Les travaux de HIRSCH-TABOR (1908) et de KRETH (1931) ne font pas état d'un bulbe olfactif accessoire chez *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933) signale un *nucleus postolfactorius* « ... alla porzione posteriore della formazione bulbare » ; selon nous, il s'agit du bulbe olfactif principal caudal.

En somme, à l'exception de *Necturus maculosus* et de *Proteus anguinus*, nous avons toujours observé un bulbe olfactif accessoire chez toutes les espèces dont nous avons fait l'étude. Toutefois, nous pensons que le problème du bulbe olfactif accessoire mériterait une étude encore plus approfondie.

C. — LES AUTRES STRUCTURES TÉLÉNCÉPHALIQUES DES URODÈLES

Le découpage d'ensemble du téléencéphale des Amphibiens selon ECKER'S et WIEDERSHEIM'S (1889) — pallium, subpallium — a été suivi (chez les Urodèles) en particulier par KUHLENBECK (1921), HOLMGREN (1922), RÖHRS (1955), WÄCHTLER (1966)... L'étude historique que nous proposons pour la topographie téléencéphalique des Urodèles répertorie, surtout d'après leur illustration, les travaux d'environ 30 auteurs sur une vingtaine d'espèces pour une trentaine de structures, sillons, commissures et ventricules.

L'agencement topographique des structures téléencéphaliques est suffisamment stable, au sein des Urodèles, pour ne pas nécessiter sa description détaillée¹ dans chaque espèce étudiée : l'illustration que nous proposons (fig. 1 à 9) représente l'essentiel des variations qualitatives que nous avons rencontrées. En revanche, nous avons jugé indispensable d'établir, par un ensemble d'homologies, un lien avec les résultats des auteurs antérieurs. La littérature n'est pas bien riche à ce sujet et nous n'avons relevé que les listes de BINDENWALD (1914) et d'HERRICK (1933) sur le téléencéphale des Amphibiens, Urodèles principalement. Quant au diencéphale, le travail de BERGQUIST (1932) constitue une référence essentielle. Nous avons cherché à établir un inventaire assez complet mais il ne nous a pas été permis de consulter certains travaux comme ceux de SUMI (1926 *a* et *b*) ou de KRABBE (1962). Afin de ne pas surcharger nos listes d'homologies téléencéphaliques, nous donnons, au préalable, le synonyme valide des espèces étudiées par les auteurs.

Ambystoma sp. Tschudi = *Amblystoma*
Ambystoma maculatum (Shaw) = *Ambystoma punctatum*
Ambystoma mexicanum (Shaw) = *Siredon pisciformis*
Necturus maculosus (Raf.) = *Necturus maculatus*
Notophthalmus viridescens (Raf.) = *Diemy(i)ctylus viridescens*
Salamandrina terdigitata (Lac.) = *Salamandrina perspicillata*
Triturus alpestris (Laur.) = *Triton alpestris*
Triturus cristatus (Laur.) = *Triton cristatus*
Triturus cristatus dobrogicus (Kiritz.) = *Triturus cristatus danubialis*
Triturus vulgaris (L.) = *Triton taeniatus*, *Triton vulgaris*.

1. Comme chez *Salamandra salamandra*, cf. THIREAU, 1975 c.

1. Le bulbe olfactif principal

= *Bulbus olfactorius* : *Triturus vulgaris* ; STUDNICKA (1895) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948) — nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).

= *Bulbo olfattorio* : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928) — *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).

= *Formatio bulbaris* : *Proteus anguinus* ; HIRSCH-TAROB (1908) — *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912) — *Triturus* sp. ; BENEDETTI (1928).

= *Lobus olfactorius* : *Triturus vulgaris* ; BURCKHARDT (1891).

= Olfactory : *Desmognathus fuscus* ; FISH (1895) — *Necturus* sp. ; KINGSBURY (1895).

= Olfactory bulb : *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).

= Rhinencephalon : *Amphiuma tridactylum* ; OSBORN (1883).

a — *La couche des « Grains »* (Pleurodeles waltl ; R. Y. CAJAL, 1911)

= *Cellulae bulbares dorsales, médiales et ventrales* ou *Körnersehicht* + *cellulae laterales* + (partim) *prominentia dorso-lateralis* et *ventro-lateralis* : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).

= *Cellulae bulbares dorsales, médiales et ventrales* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).

= *Cellulae granulares dorsales, médiales et ventrales* : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).

= *Cellulae laterales ventriculi (partim)* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).

= Mitral and granule cells of the olfactory bulb : *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911).

= *Stratum granulare* ou granular layer + transitional cells : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

= *Stratum granulare* + superficial cells (dorsal et ventral) + transitional cells (dorsal et ventral) : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).

= *Stratum granulosum* : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).

b — *La couche des cellules mitrales*

= *Cellulae laterales superficiliaris* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).

= *Cellulae mitrales* : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).

= Couche des cellules à panache : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. CAJAL (1911).

= Mitralzellen : *Proteus anguinus* ; HIRSCH-TAROB (1908).

= Sehicht der Mitraliszellen : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).

= Strato delle cellule mitrali : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).

= Stratum of mitral cells : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *id.* ou layer of mitral cells, *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

1. *Triturus c. cristatus*, *T. c. carnifex*, *T. c. dobrogicus*, *T. v. vulgaris*, *T. a. alpestris*, *Cynops pyrrhogaster*, *Pleurodeles waltl*, *Notophthalmus viridescens*, *Salamandra s. salamandra*, *S. atra*, *Eurycea bistineata*, *Desmognathus fuscus*.

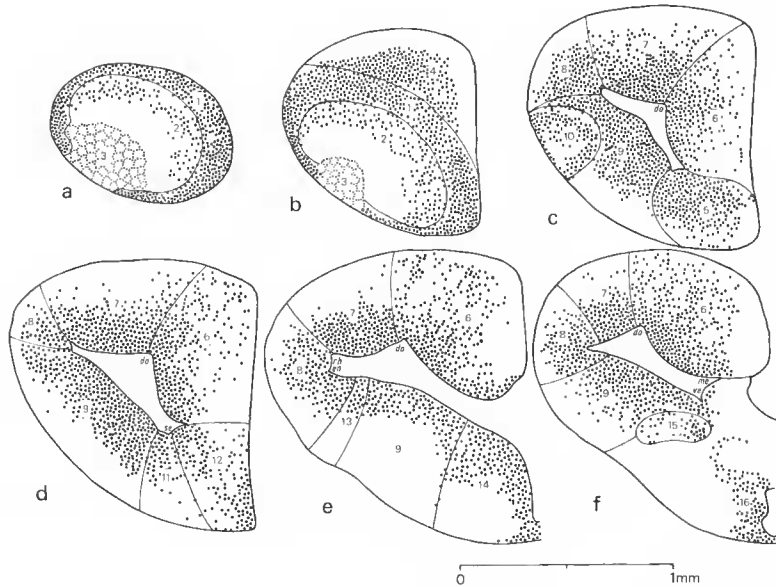


FIG. 1. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à f) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Hydrodromantes italicus*. Pour avoir une représentation de toutes les structures télencéphaliques, l'intervalle entre deux niveaux successifs n'est pas constant (a-b : 0,36 mm ; b-c : 0,45 mm ; c-d : 0,45 mm ; d-e : 0,54 mm ; e-f : 0,36 mm).

do, angle dorsal ; en, *sulcus endorhinalis* ; me, *sulcus medialis* ; rh, *sulcus rhinalis* ; se, *sulcus septi* ; ve, angle ventral.

1 : couche des grains du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 2 : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 3 : glomérules du bulbe olfactif principal (s.l.) ; 4 : *nucleus olfactorius anterior* ; 5 : noyau antéro-septal ; 6 : archipallium ; 7 : pallium dorsal ; 8 : pallium latéral ; 9 : striatum ; 10 : bulbe olfactif accessoire ; 11 : noyau inter-striato-septal ; 12 : septum ; 13 : épistriatum ; 14 : noyau des commissures ; 15 : amygdale ; 16 : noyau préoptique.

c — La couche plexiforme

- = Couche moléculaire : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. CAJAL (1911).
- = Molecular layer ou plexiform layer : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = Strato molecolare : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).
- = Stratum moleculare : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = Stratum plexiforme : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).
- = *Zona molecularis* : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).

d — La couche glomérulaire

- = *Campo glomerulare mediale et laterale* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = Couche des glomérules : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. CAJAL (1911).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

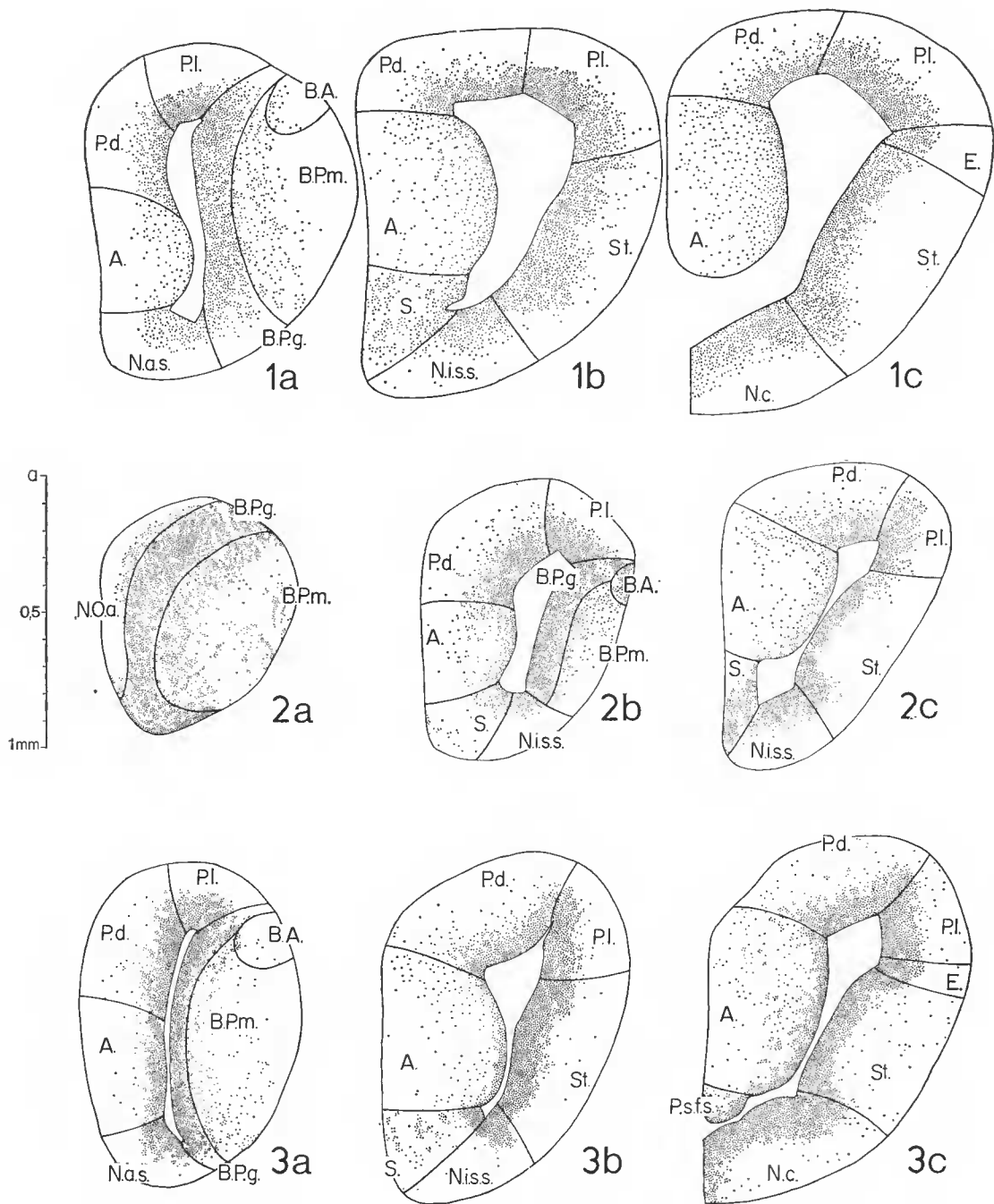


FIG. 2. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral droit de *Taricha granulosa* (1), de *Triturus montandoni* (2) et d'*Euproctus asper* (3).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P. d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; P.s.f.s. : *pars supra foraminis septi* ; S. : septum ; St. : striatum.

- = *Formatio bulbaris* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).
- = *Glomerula olfactoria* : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).
- = Glomérule : *Necturus* sp. ; KINGSBURY (1895).
- = *Glomeruli* : *Triturus vulgaris* ; BURCKHARDT (1891) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
- = Glomeruli olfactorii : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).
- = Olfactory glomerules : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).
- = Strato glomerulare : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = *Stratum glomerulosum* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

- e — *Le stratum nervosum* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = Faisceaux de fibres olfactives : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. CAJAL (1911).
- = *Formatio bulbaris (partim)* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Fila olfactoria* : *Proteus anguinus* ; HIRSCH-TABOR (1908) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).

2. Le nucleus olfactorius anterior

- Necturus* sp. ; MC KIBBEN (1911) — *Ambystoma* sp. ; BURR (1920) — *Triturus* sp. ; BENEDETTI (1928), *id. (partim)* — nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Nucleus olfactorius anterior + cellulae mediales* : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
 - = *Nucleus olfactorius anterior medialis (pars crassa + pars tenuis)* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).

3. Le septum (s. l.)

- a — *Le noyau antéro-septal*
- = *Nucleus medialis septi* : *Necturus* sp. ; MC KIBBEN (1911).
 - = *Nucleus medianus septi* : *Ambystoma* sp. ; BURR (1920).
 - = *Nucleus olfactorius anterior ventralis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
 - = *Nucleus olfactorius anterior ventralis + medialis* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
 - = *Septum (partim) + eminentia septalis (partim) + nucleus postolfactorius (partim)* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

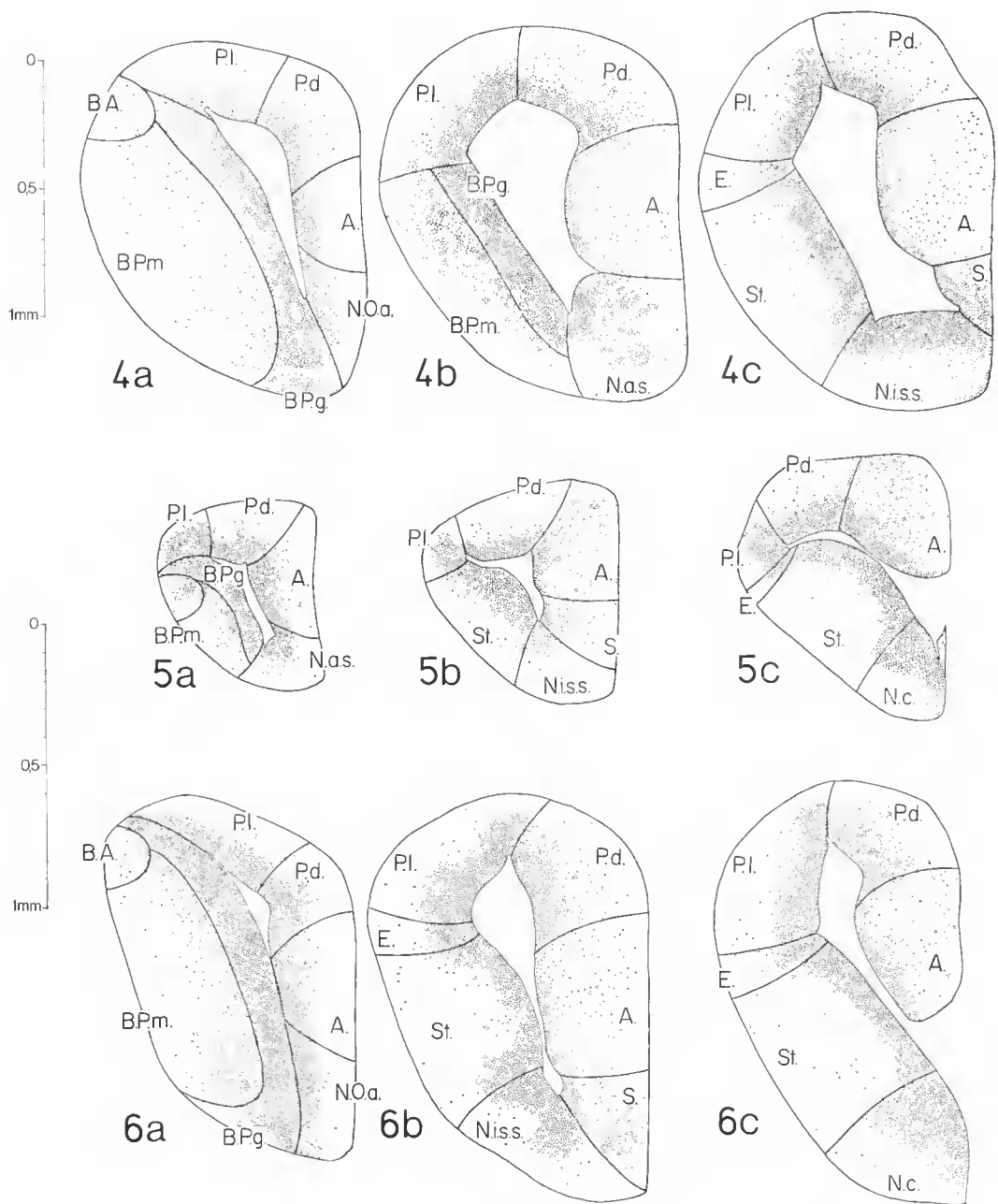


FIG. 3. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Tylostotriton verrucosus* (4), de *Salamandrina terdigitata* (5) et de *Cynops pyrrhogaster* (6).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; Pd. : pallium dorsal ; Pl. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

b — *Le septum médial*

- = *Eminentia septalis* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).
- = *Medial septum* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).
- = *Nucleus medialis* + *eminentia septalis* : *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912).
- = *Nucleus medialis septi* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Nucleus medialis septi* + *septum endymale* : *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).
- = *Nucleus medianus septi* + *septum endymale* + *eminentia septalis* : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
- = *Nucleus septi (partim)* : *Ambystoma maculatum* ; PIATT (1951).
- = *Septum (partim)* + *eminentia septalis (partim)* + *nucleus postolfactorius medialis (partim)* : *Ambystoma mexicanum* et *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921).
- = *Septum endymale* : *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911) — *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).
- = *Septum nucleus medialis* : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).

c — *La pars supra foraminalis septi*

- = *Pars fimbrialis septi* : *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) — *Triturus* sp. ; BENEDETTI (1928) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

d — *Le septum latéral*

- = *Lateral septum* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).
- = *Nucleus lateralis* : *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912).
- = *Nucleus lateralis septi* : *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928) — *Proteus anguinus* ; KRETH (1931) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933), *id. (partim)* — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Nucleus medialis septi* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).
- = *Nucleus septi (partim)* : *Ambystoma maculatum* ; PIATT (1951).
- = *Prominentia medialis* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).
- = *Septum (partim)* + *eminentia septalis (partim)* + *nucleus postolfactorius medialis (partim)* : *Ambystoma mexicanum* et *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921).
- = *Septum nucleus lateralis* : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).

e — *Les noyaux commissuraux*

- = *Bed nuelei* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948) ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).
- = *Nucleus basalis (partim)* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921).
- = *Nucleus praeopticus* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

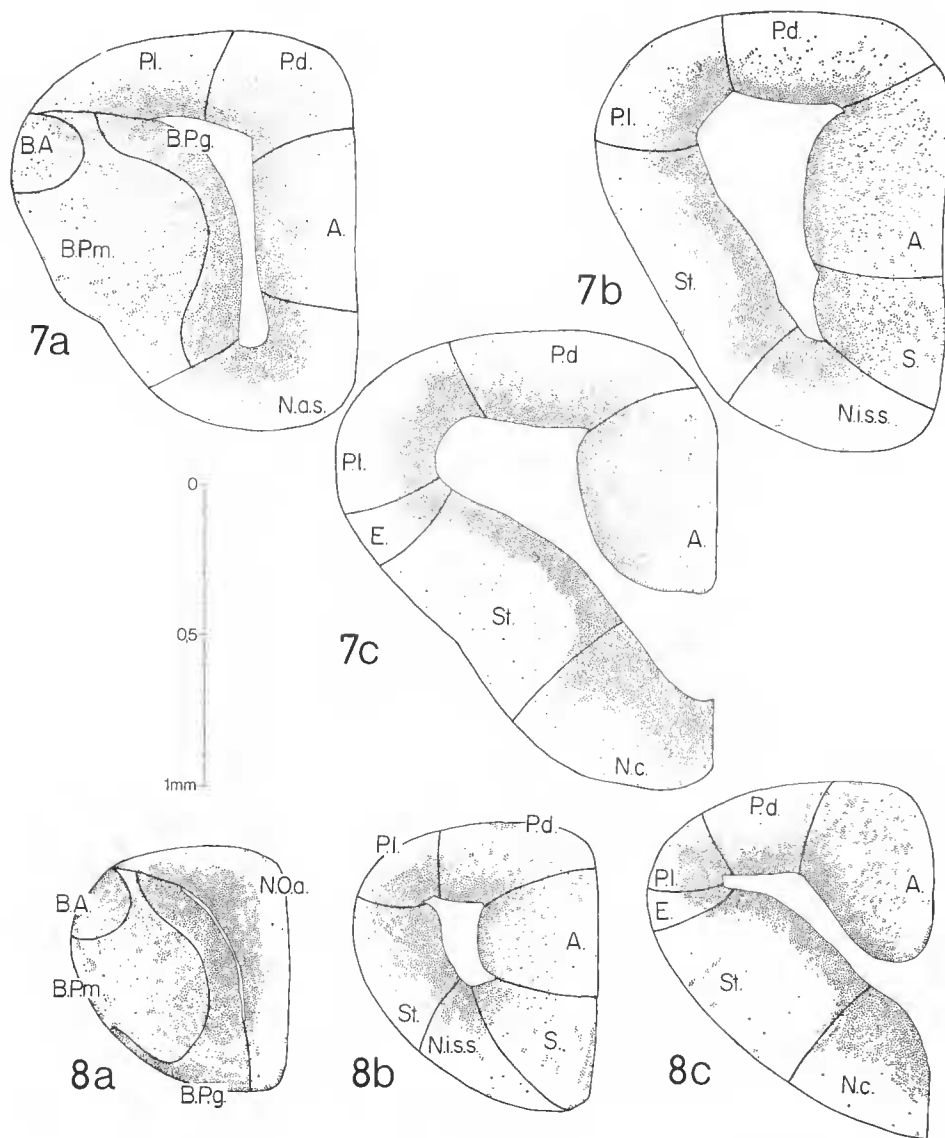


FIG. 4. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Pleurodeles waltl* (7) et *Chioglossa lusitanica* (8).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épiatrium ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

- = *Pars ventro-lateralis (partim)* : *Triturus* sp., *Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris*; BENEDETTI (1928).
- = *Prominentia ventralis* : *Necturus maculosus* ; RÖTHIG (1914).
- = *Prominentia ventralis (partim)* + *nucleus septi* + *bed nuclei* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
- = *Prominentia ventralis (partim)* + *prominentia medialis (partim)* : *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912).
- = *Prominenza ventro-laterale (partim)* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = *Septum* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).
- = *Striatum* : *Triturus vulgaris* ; HOMMEYER (1951).

f — *Le noyau inter-striato-septal*

- = *Nucleus accumbens* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTH CUTT (1977).
- = *Nucleus basalis (partim)* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921).
- = *Pars ventro-lateralis (partim)* : *Triturus* sp. et *Triturus vulgaris* ; BENEDETTI (1928).
- = *Prominentia ventralis* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912), *id.* (*partim*) — *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Prominentia ventralis* + *nucleus accumbens septi* + *nucleus caudatus* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Prominentia ventralis (partim)* + *nucleus lateralis septi (partim)* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
- = *Prominentia ventralis* + *prominentia medialis* : *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
- = *Septal parts* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).
- = *Septum* : *Triturus vulgaris* ; RUDEBECK (1945).

4. **Le striatum**

- = *Area striati* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Cellulae laterales ventriculi (partim)* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912) — *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912).
- = *Corpora striata* : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).
- = *Corpus striatum* : *Triturus vulgaris* ; STUDNICKA (1895) — *Ambystoma maculatum* ; PIATT (1951) — nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966) — *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTH CUTT (1977).
- = *Corpus striatum pars dorsalis* et *ventralis* + *nucleus amygdalae* + (?) *nucleus amygdalae dorso-lateralis* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Corpus striatum* + *nucleus olfactorius anterior ventrolateralis* + *prominentia ventro-lateralis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
- = *Épistriatum* : *Triturus vulgaris* ; BENEDETTI (1933) ; HOMMEYER (1951).
- = *Épistriatum* + *nucleus basalis (partim)* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

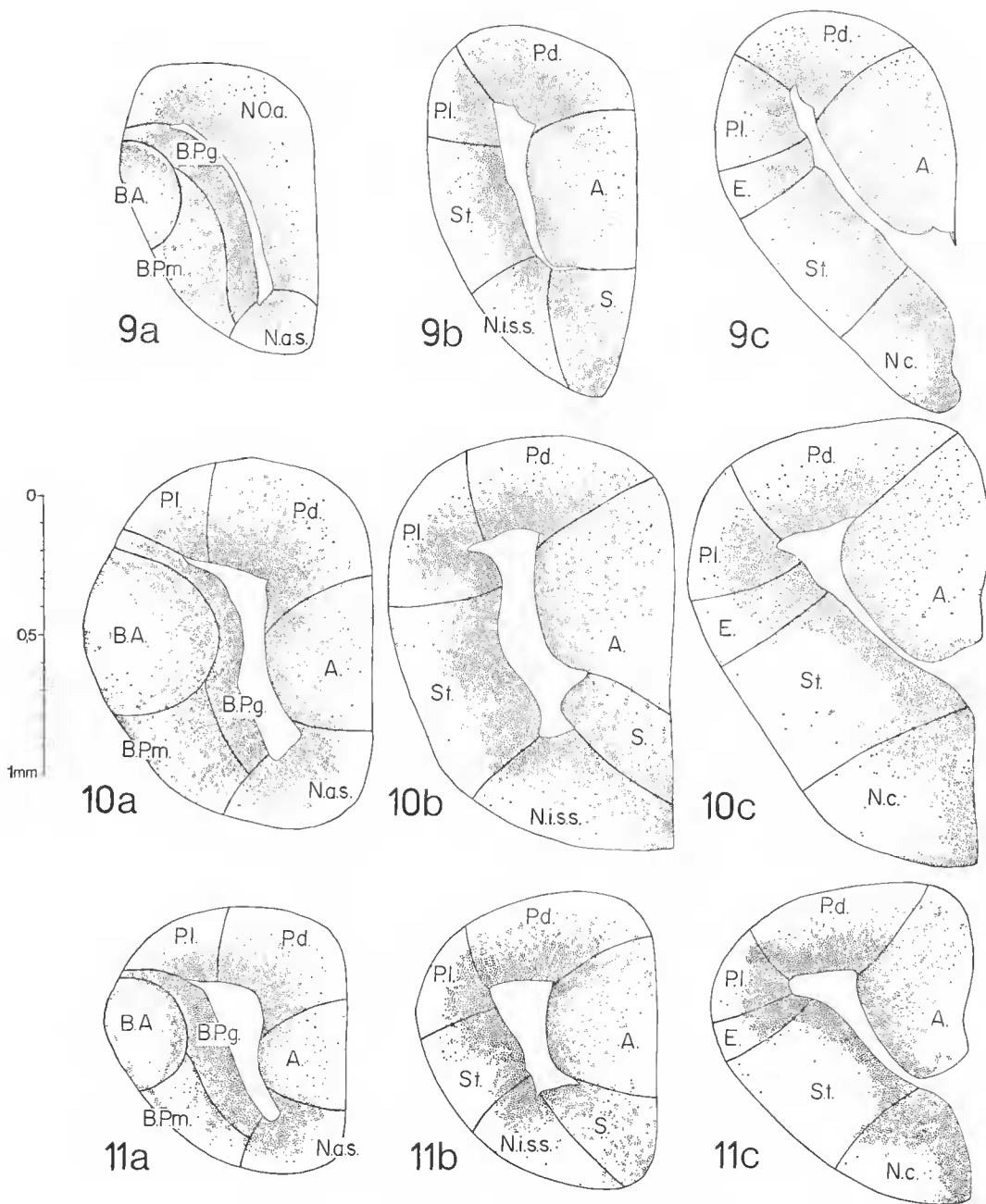


FIG. 5. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Aneides lugubris* (9), d'*Ensatina eschscholtzii xanthoptica* (10) et de *Plethodon glutinosus* (11).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

- = *Nucleus basalis* : *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921).
- = *Prominentia ventralis (partim)* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Prominentia ventro-laterale (partim)* + *regio epistriata* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = *Striatum* : *Proteus anguinus* ; HIRSCH-TABOR (1908) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
- = *Tuberculum olfactorium* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922) — *Triturus vulgaris* ; RUDEBECK (1945).

5. L'épistriatum

- Proteus anguinus* ; HIRSCH-TABOR (1908) — *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1924).
- = *Area lateralis pallii* : *Triturus vulgaris* ; HOMEYER (1951).
- = *Lateral cellular prominenee* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).
- = *Nucleus amygdalae* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Nucleus amygdalae (partim)* + *prominentia lateralis* : *Necturus maculosus*.
- = *Nucleus amygdalae dorso-lateralis (partim)* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- (?) = *Nucleus postolfactorius lateralis* : *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1924).
- = *Prominentia dorso-lateralis* : *Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris* ; BENEDETTI (1928).
- = *Prominentia lateralis* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912) — *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912), *id. (partim)* — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914).
- = *Regio curva* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).

6. Le pallium (s. 1.)

- a — *Le pallium dorsal*
- = *Area dorsalis pallii* : *Triturus vulgaris* et *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921) — *Triturus vulgaris* ; HOMEYER (1951).
- = *Cellulae dorsales ventriculi (partim)* : *Notophthalmus viridescens* et *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912).
- = *Dorsal pallial area* : *Ambystoma maculatum* ; PIATT (1951).
- = *Dorsal pallium* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).
- = *Formatio pallialis* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = *Pallium* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922).
- = *Primordium pallii dorsalis* : nombreuses espèces¹ ; WÄCHTLER (1966).
- = *Primordium pallii dorsalis* + *nucleus olfactorius anterior dorsalis* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Primordium pallii dorsalis* + *prominentia dorso-medialis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

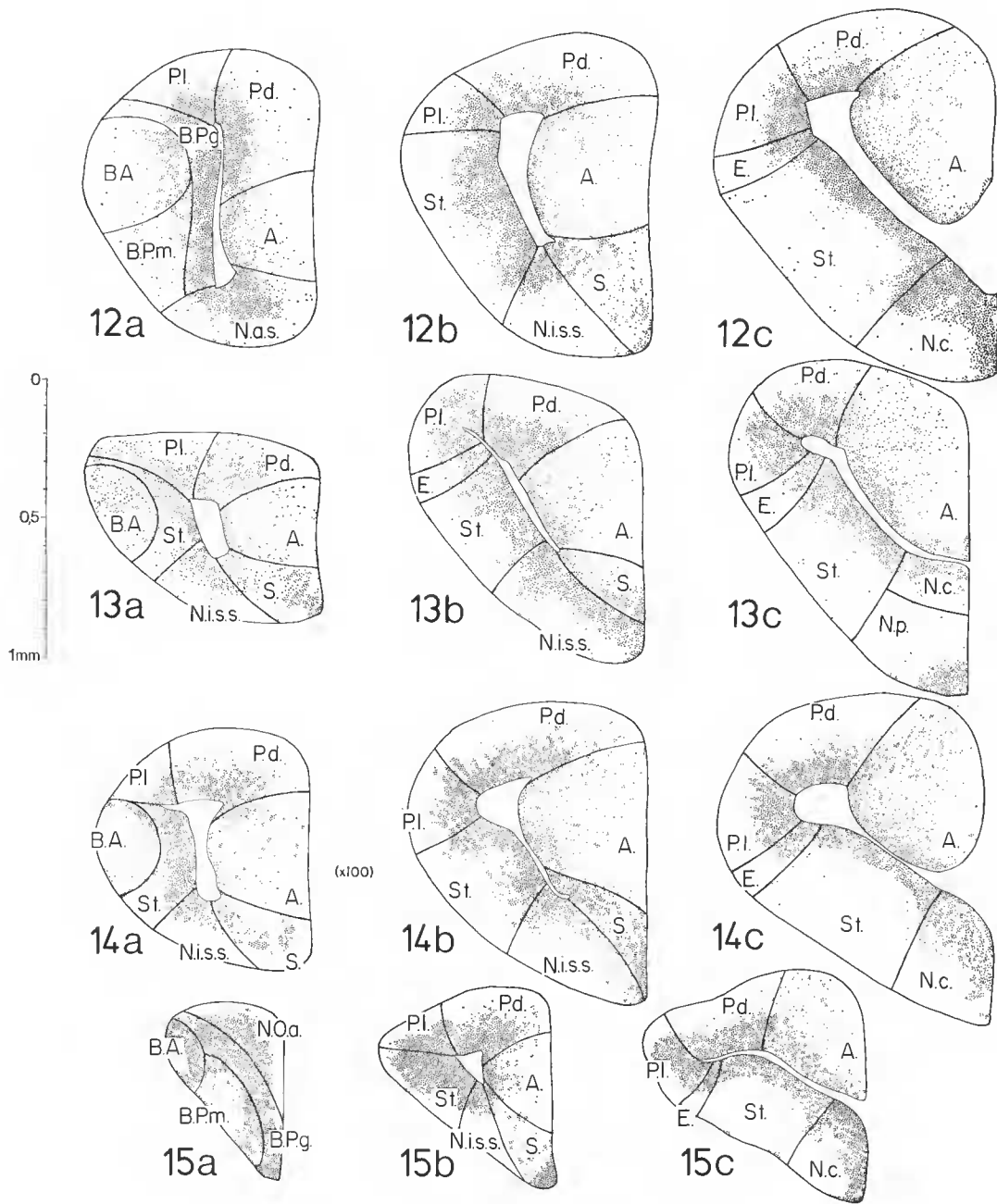


FIG. 6. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Desmognathus quadramaculatus* (12), de *Bolitoglossa altamazonica* (13), d'*Eurycea longicauda* (14) et de *Batrachoseps attenuatus* (15).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épi-striatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius antérieur* ; N.p. : noyau préoptique ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

b — *Le pallium latéral*

- = *Area lateralis pallii* : *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921) ; HOMEYER (1951), *id.* (*partim*).
- = *Cellulae dorsales ventriculi* (*partim*) : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).
- = *Lateral pallium* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).
- = *Nucleus olfactorius lateralis* : *Triturus* sp. ; SÖDERBERG (1922) — *Triturus vulgaris* ; RUDEBECK (1945).
- = *Pars dorsalis* : *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928).
- = *Primordium piriforme* : nombreuses espèces¹, WÄCHTLER (1966).
- = *Primordium piriforme* + *prominentia dorsolateralis* + *nucleus olfactorius anterior dorsalis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
- = *Primordium piriforme* + *prominentia lateralis* + *nucleus olfactorius anterior dorso-lateralis* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Prominentia lateralis* : *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912), *id.* (*partim*) — *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).

c — *L'archipallium*

- = *Ammon's horn* : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).
- = *Area medialis pallii* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921) — *Triturus vulgaris* ; HOMEYER (1951).
- = *Callosal eminence* : *Desmognathus fuscus* ; FISH (1895).
- = *Cellulae mediales ventriculi* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912).
- = *Medial pallium* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).
- = *Pallium* : *Triturus vulgaris* ; STUDNICKA (1895).
- = *Primordium hippocampi* : *Proteus anguinus* ; HIRSCH-TABOR (1908) ; KRETH (1931) ; BENEDETTI (1933), *id.* (*partim*) — *Ambystoma* sp. ; BURR (1920) — *Ambystoma maculatum* ; PIATT (1951) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) ; KUHLENBECK (1921) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948) — *Hynobius* sp. ; RÖTHIG (1912) — *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912) — *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928) — nombreuses espèces¹, WÄCHTLER (1966).
- = *Septum* (*partim*) : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).

7. *L'amygdale*

- = *Amygdala* : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).
- = *Nucleus amygdalae* : *Triturus* sp. ; BENEDETTI (1928) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948), *id.* (*partim*).
- = *Strio-amygdaloid-complex (massa cellularis reuniens)* : *Triturus* sp. ; RUDEBECK (1945).
- = *Zellstrang* : *Ambystoma mexicanum* ; KUHLENBECK (1921).

1. Voir la note infrapaginale de la page 709.

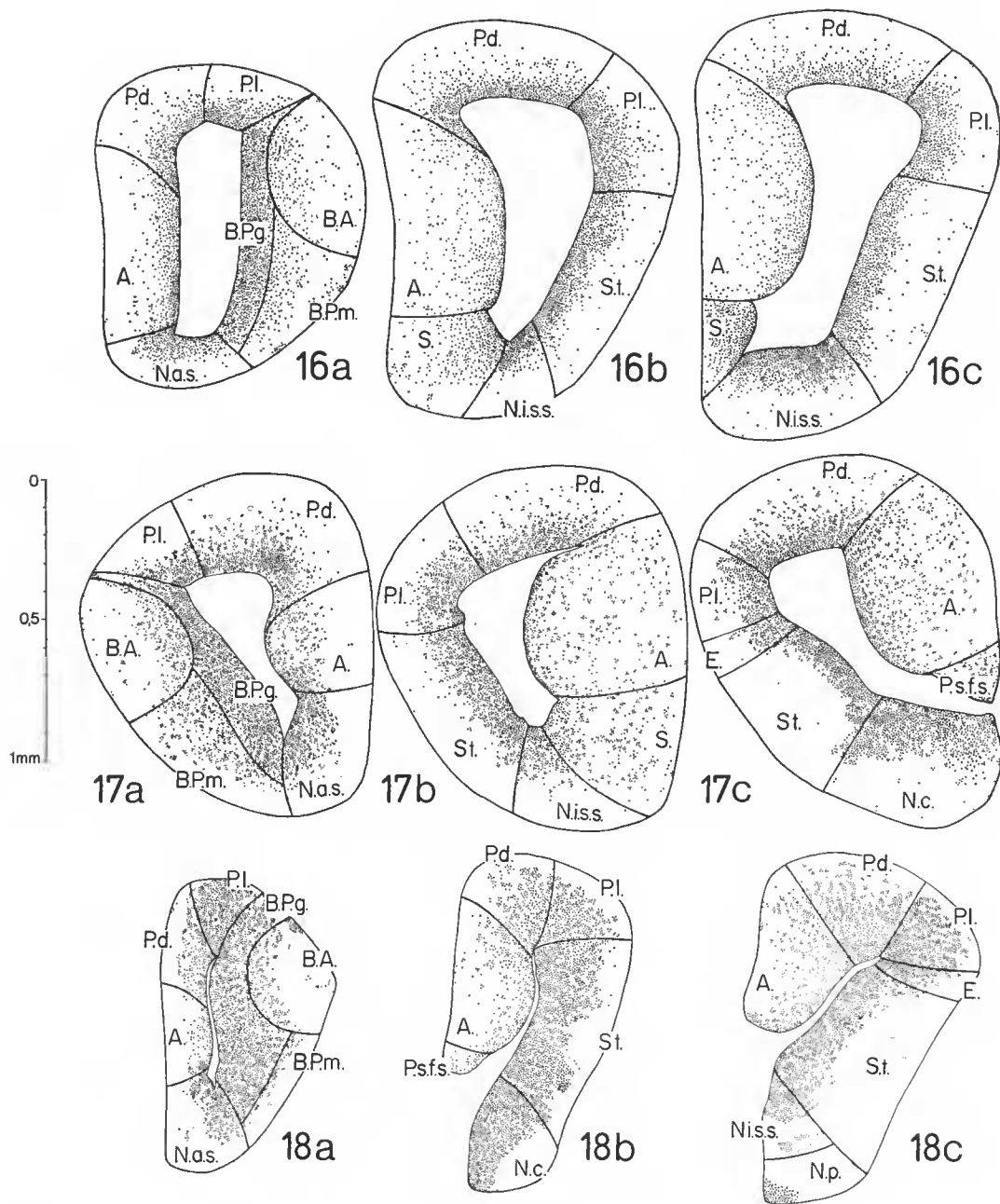


FIG. 7. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral droit de *Dicamptodon ensatus* (16), *Rhyacotriton olympicus* (18) et de l'hémisphère cérébral gauche d'*Ambystoma texanum* (17).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.p. : noyau préoptique ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; P.s.f.s. : *pars supra-foraminalis-septi* ; S. : septum ; St. : striatum.

8. Le noyau préoptique¹

- = *Nucleus praeopticus* : *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921) — *Triturus* sp. ; BENEDETTI (1928) — *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).
- = *Nucleus preopticus* : *Necturus* sp. ; MC KIBBEN (1911) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
- = *Nucleus preopticus anterior* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
- = *Nucleus praeopticus recessi* : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
- = Preoptic nucleus : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).

9. Divers : commissures, ventricules et sillons

a — Les commissures

- La commissure antérieure ou paléopalliée
 - = Anterior commissure : *Amphiuma tridactylum* ; OSBORN (1883) — Amphibiens ; OSBORN (1886) — *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907) — *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).
 - = Commissura anteriore : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
 - = Lower bundle : Amphibiens ; OSBORN (1886).
 - = Praecommissura : *Amphiuma tridactylum* ; OSBORN (1883).
- La commissure archipalliée
 - = *Commissura hippocampi* : *Necturus* sp. ; MC KIBBEN (1911) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) — *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).
 - = *Corpus callosum* : Amphibiens ; OSBORN (1886) — *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).
 - = Dorsal commissure : *Necturus* sp. ; KINGSBURY (1895).
 - = Hippocampal commissure : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).
 - = Pallial commissure : *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHUTT (1977).
 - = Upper bundle : Amphibiens ; OSBORN (1886).

b — Les ventricules

- Le ventricule latéral
 - = Cavité du ventricule : *Pleurodeles waltl* ; R. Y. CAJAL (1911).
 - = Lateral ventricle : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).
 - = Lateral ventricle (ou parocoele) + rhinocoele : *Necturus* sp. ; KINGSBURY (1895).
 - = Procoelia : *Amphiuma tridactylum* ; OSBORN (1883).
 - = Ventriculo laterale + ventriculo comune : *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933).
 - = *Ventriculus lateralis* : *Triturus vulgaris* ; STUDNICKA (1895) — *Hynobius* sp. et

1. Cette structure est diencéphalique.

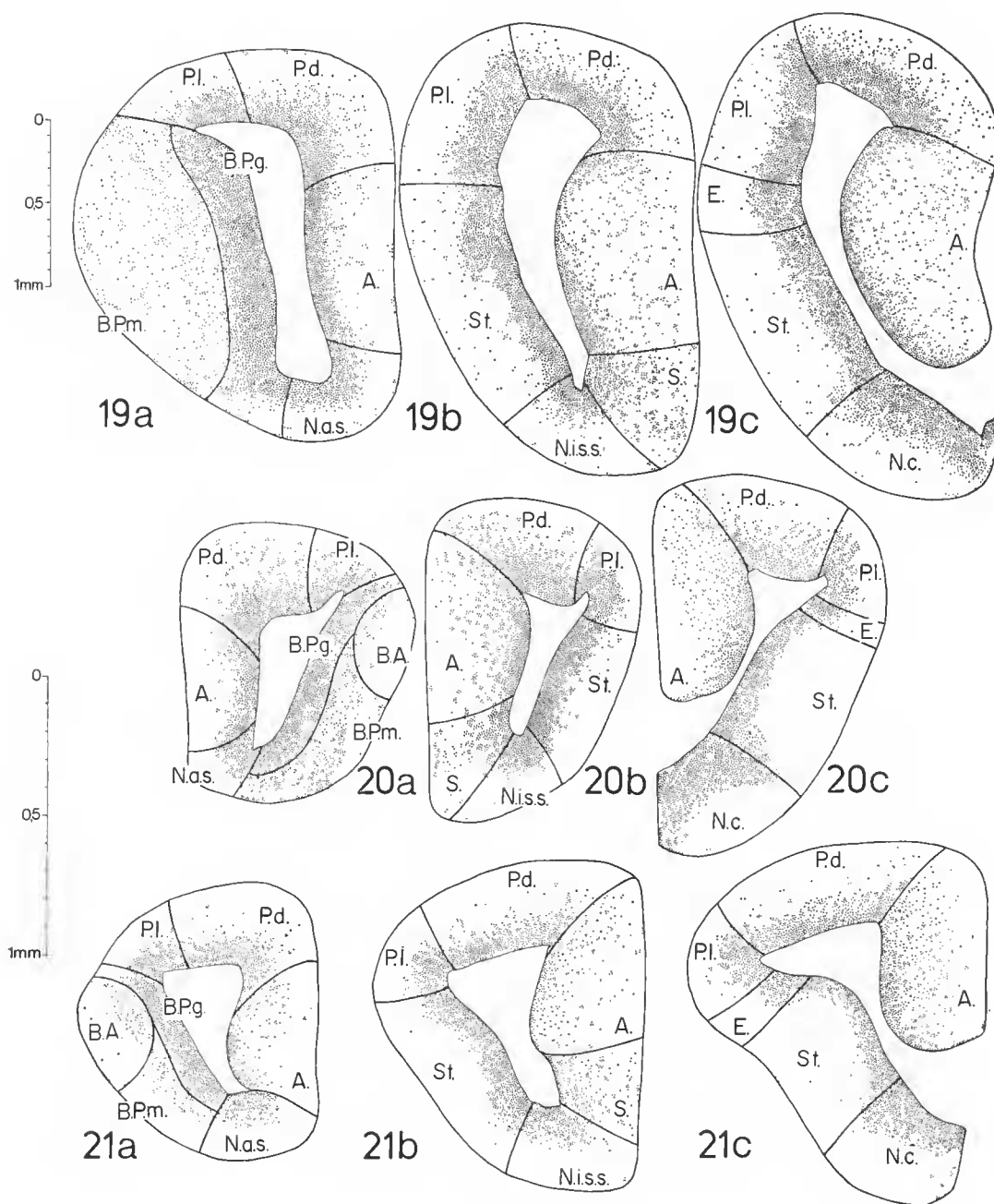


FIG. 8. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche d'*Amphiuma tridactylum* (19), *Hynobius naevius* (21) et de l'hémisphère cérébral droit d'*Onychodactylus japonicus* (20). A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

Notophthalmus viridescens ; RÖTHIG (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

= *Ventriculus lateralis* + *ventriculus bulbi olfactorius* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).

= *Ventriculus lateralis* + *ventriculus communis* : *Triturus cristatus* et *Triturus vulgaris* ; BENEDETTI (1928).

— Le foramen de Monrö

= Foramen Monröi : *Triturus vulgaris* ; BENEDETTI (1928).

= Interventricular foramen : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907) — *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) — *Ambystoma tigrinum* ; KOKOROS et NORTHCUTT (1977).

= *Porta* ou foramen of Monro : *Necturus* sp. ; KINGSBURY (1895).

— Le recessus préoptique ¹

= Preoptic recess : *Plethodon glutinosus* ; DODDS (1907).

= *Recessus praeopticus* : *Triturus vulgaris* ; KUHLENBECK (1921).

= *Recessus preopticus* : *Necturus* sp. ; Mc KIBBEN (1911).

c — *Les sillons*

— Le *sulcus limitans medialis*

= *Fissura limitans hippocampi* : *Proteus anguinus* ; KRETH (1931).

= *Sulcus limitans hippocampi* : *Notophthalmus viridescens* ; RÖTHIG (1912) — *Ambystoma mexicanum* ; BINDEWALD (1914) — *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928), *id. (partim)* — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948) — nombreuses espèces ² ; WÄCHTLER (1966).

— L'angle dorsal

= *Sulcus limitans hippocampi* : *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928), (*partim*).

— Le *sulcus rhinalis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

— Le *sulcus endorhinalis* : *Triturus* sp. et *Triturus cristatus* ; BENEDETTI (1928) — *Proteus anguinus* ; BENEDETTI (1933) — *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933).

— L'angle ventral

= *Angulus ventralis* : *Necturus maculosus* ; HERRICK (1933) — *Triturus vulgaris* ; RUDEBECK (1945) — *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

— Le *sulcus septi*

= *Sulcus limitans septi* : *Ambystoma tigrinum* ; HERRICK (1948).

1. Structure du diencéphale.

2. Voir la note infrapaginale de la p. 709.

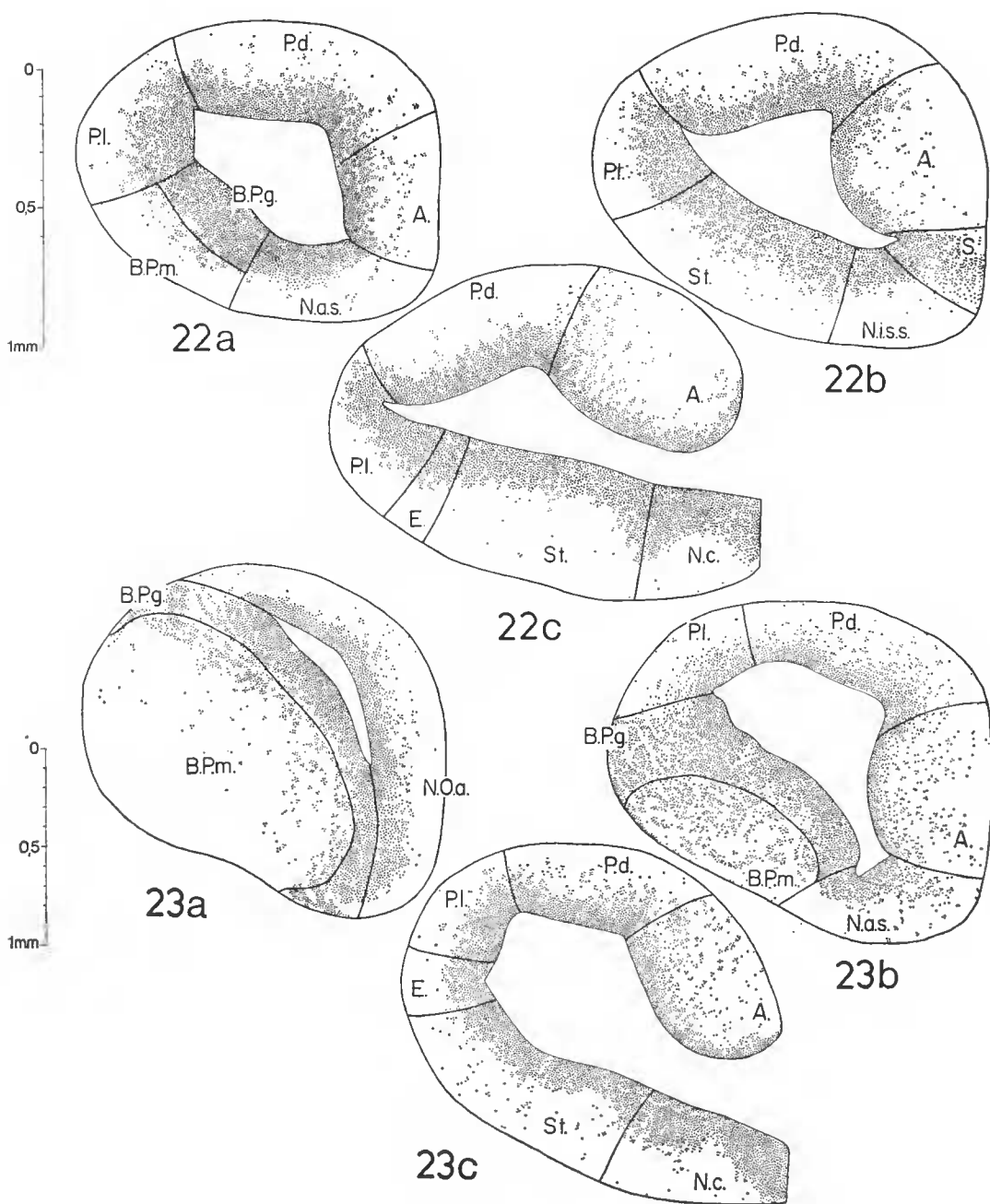


FIG. 9. — Coupes transversales antéro-postérieures (a à c) de l'hémisphère cérébral gauche de *Proteus anguinus* (22) et de *Necturus maculosus* (23).

A. : archipallium ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal ; B.P.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal ; E. : épi-striatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; P.d. : pallium dorsal ; P.l. : pallium latéral ; S. : septum ; St. : striatum.

II. ÉTUDE VOLUMÉTRIQUE INTERSPÉCIFIQUE DES RÉGIONS TÉLENCÉPHALIQUES

A. — SIGNIFICATION PHYLOGÉNÉTIQUE DU TAUX D'ALLOMÉTRIE DES RELATIONS INTERSPÉCIFIQUES SOMATO-TÉLENCÉPHALIQUES (Tabl. I)

Le tableau I fournit les caractéristiques statistiques des relations somato-télencéphaliques pour divers taxons : O. Urodèles ($n = 43$) ; S/s O. Salamandroidea ($n = 23$) ; F. Salamandridae ($n = 20$) ; G. *Triturus* ($n = 7$) ; S/s O. Ambystomatoidea ($n = 18$) ; F. Plethodontidae ($n = 14$) ; G. *Plethodon* ($n = 4$) et F. Ambystomatidae ($n = 4$). Pour la relation bulbe olfactif accessoire/Ps¹, l'effectif des espèces étudiées n'est que de $n = 41$ pour les Urodèles et $n = 23$ pour les Salamandroidea car il n'y a pas de bulbe olfactif accessoire chez les Proteidae. Les allométries sont calculées pour une sécurité de 95 % (au minimum) ; quand cette sécurité n'est pas atteinte, elles figurent en chiffres gras (tabl. I).

Chacun des 8 taxons a une allométrie globale télencéphale/Ps qui sert de référence pour la comparaison des allométries partielles. Les structures télencéphaliques progressives (phylogénétiquement) ont une allométrie supérieure à l'allométrie de référence ; dans le cas contraire, la structure a une transformation phylogénétique dite régressive.

Chez les Urodèles, la région olfactive est progressive quel que soit le regroupement taxonomique. L'analyse détaillée des structures de l'aire olfactive confirme ce résultat à 90 % (43 cas favorables sur 48). Le bulbe olfactif accessoire est une structure progressive sauf chez les Ambystomatidae et le genre *Plethodon*. Le bulbe olfactif principal (s. l.) est une structure progressive dans 94 % des cas étudiés (30 cas favorables sur 32). La partie caudale du bulbe olfactif principal est plus progressive que sa partie rostrale chez les Urodèles, les Salamandroidea, les Salamandridae, les Plethodontidae et le genre *Plethodon*. Ce schéma est inversé chez les Ambystomatidae. Dans la région rostrale du bulbe olfactif principal, la couche des grains est plus progressive que la couche des noyaux mitraux ; dans la région caudale, ce schéma est inversé. De telles oppositions, à l'intérieur de la structure olfactive principale, justifient, a posteriori, la nature de son découpage anatomique (cf. THIREAU, 1975 c).

Le *nucleus olfactorius anterior* est une structure très progressive dans tous les taxons étudiés, sauf chez les Salamandridae. Au sein de la région olfactive, les structures les plus progressives sont la couche mitrale du bulbe olfactif principal caudal et le *nucleus olfactorius anterior*.

La région palliée ne peut guère se définir par une tendance générale, sauf par sa relative stabilité ; en effet les résultats sont peu tranchés, quel que soit le taxon étudié. En revanche, le paléopallium (pallium dorsal + pallium latéral) est progressif et s'oppose à l'épistriatum mais, surtout, à l'archipallium. Ce dernier, dont l'ancienneté phylogénétique est forte, est régressif dans tous les taxons, tandis que le pallium dorsal est toujours progressif.

1. Ps ou poids somatique.

TABLEAU I. — Caractéristiques statistiques des relations liant le poids du télencéphale ou de ses structures, au poids somatique.

	CAUDATA		SALAMAN- DROIDEA		SALAMAN- DRIDAE		<i>Triturus</i>		AMBYSTO- MATOIDEA		PLETHODON- TIDAE		<i>Plethodon</i>		AMBYSTO- MATIDAE	
Télencéphale/Ps	0,545	0,946	0,514	0,978	0,577	0,957	0,676	0,963	0,598	0,886	0,818	0,813	0,725	0,956	0,464	0,987
Aire Olfactive/Ps	0,610	0,946	0,564	0,966	0,623	0,933	0,693	0,962	0,669	0,907	0,886	0,847	0,978	0,855	0,506	0,986
Bulbe O.A./Ps	0,622	0,674	0,546	0,797	0,706	0,714	1,122	0,967	0,713	0,828	0,950	0,765	0,670	0,928	0,429	0,869
Grains B.O.P.R./Ps	0,591	0,855	0,569	0,853	0,669	0,686	0,798	0,742	0,680	0,864	0,887	0,728	0,809	0,941	0,566	0,976
Mitr. B.O.P.R./Ps	0,572	0,845	0,513	0,807	0,610	0,578	0,652	0,834	0,704	0,906	0,881	0,803	0,911	0,762	0,546	0,996
Grains B.O.P.C./Ps	0,660	0,930	0,604	0,948	0,687	0,907	0,729	0,929	0,677	0,898	0,924	0,844	1,158	0,876	0,514	0,987
Mitr. B.O.P.C./Ps	0,765	0,897	0,664	0,944	0,807	0,929	0,716	0,960	0,759	0,840	1,112	0,807	1,185	0,903	0,491	0,945
N.O.A./Ps	0,650	0,894	0,616	0,961	0,567	0,906	0,814	0,888	0,735	0,808	1,033	0,752	0,945	0,688	0,652	0,900
Aire palliée/Ps	0,539	0,941	0,520	0,975	0,597	0,955	0,707	0,932	0,577	0,870	0,794	0,783	0,670	0,997	0,471	0,986
Archipallium/Ps	0,520	0,929	0,511	0,977	0,564	0,950	0,672	0,933	0,577	0,854	0,814	0,764	0,586	0,979	0,459	0,995
Pallium dorsal/Ps	0,556	0,934	0,526	0,964	0,626	0,944	0,771	0,916	0,602	0,871	0,822	0,784	0,756	0,997	0,511	0,984
Pallium latéral/Ps	0,602	0,919	0,566	0,946	0,688	0,909	0,698	0,921	0,587	0,875	0,787	0,797	0,873	0,997	0,445	0,956
Epistriatum/Ps	0,525	0,840	0,554	0,891	0,634	0,757	0,867	0,889	0,480	0,729	0,668	0,595	0,295	0,514	0,457	0,905
Subpallium/Ps	0,504	0,930	0,460	0,973	0,522	0,955	0,635	0,989	0,589	0,868	0,824	0,813	0,699	0,874	0,435	0,959
Striatum/Ps	0,497	0,913	0,459	0,965	0,511	0,931	0,539	0,961	0,550	0,818	0,791	0,812	0,684	0,764	0,435	0,845
N.A.S./Ps	0,646	0,889	0,557	0,907	0,696	0,843	0,668	0,794	0,779	0,867	0,994	0,742	1,091	0,642	0,510	0,999
Septum/Ps	0,538	0,835	0,480	0,915	0,563	0,840	0,949	0,950	0,695	0,802	0,965	0,651	0,406	0,979	0,603	0,968
N.I.S.S./Ps	0,513	0,873	0,437	0,905	0,591	0,924	0,968	0,990	0,676	0,890	0,838	0,742	0,417	0,390	0,592	0,995
N.C./Ps	0,558	0,906	0,494	0,961	0,558	0,929	0,698	0,898	0,659	0,843	0,960	0,853	1,743	0,875	0,435	0,870
Amygdale/Ps	0,560	0,882	0,486	0,922	0,587	0,873	0,827	0,872	0,690	0,835	1,028	0,833	1,501	0,880	0,356	0,965

Dans chaque famille, la première colonne concerne l'axe majeur réduit et la seconde colonne correspond au coefficient de corrélation.

Bulbe O.A. = bulbe olfactif accessoire ; B.O.P.C. = bulbe olfactif principal caudal ; B.O.P.R. = bulbe olfactif principal rostral ; Mitr. = noyaux mitraux ; N.A.S. = noyau antéro-septal ; N.C. = noyau des commissures ; N.I.S.S. = noyau inter-striato-septal ; N.O.A. = *nucleus olfactorius anterior* ; Ps = poids somatique.

Chiffres en caractères gras : sécurité de l'axe majeur réduit inférieure à 95 %.

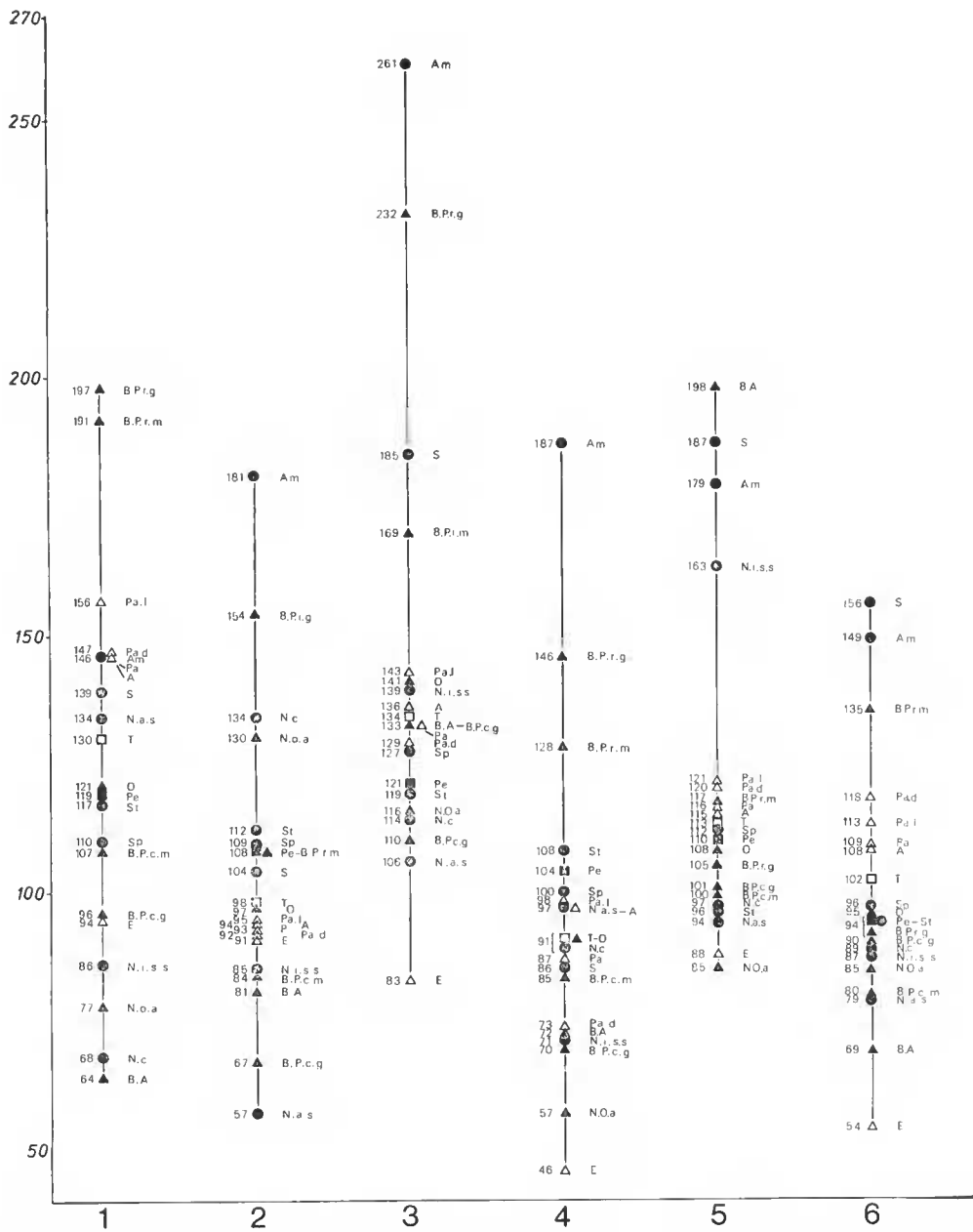


FIG. 10. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Triturus alpestris* (1), *Triturus boscai* (2), *Triturus cristatus* (3), *Triturus helveticus* (4), *Triturus narmoratus* (5) et *Triturus montandoni* (6).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie $AMR = 0,52$.

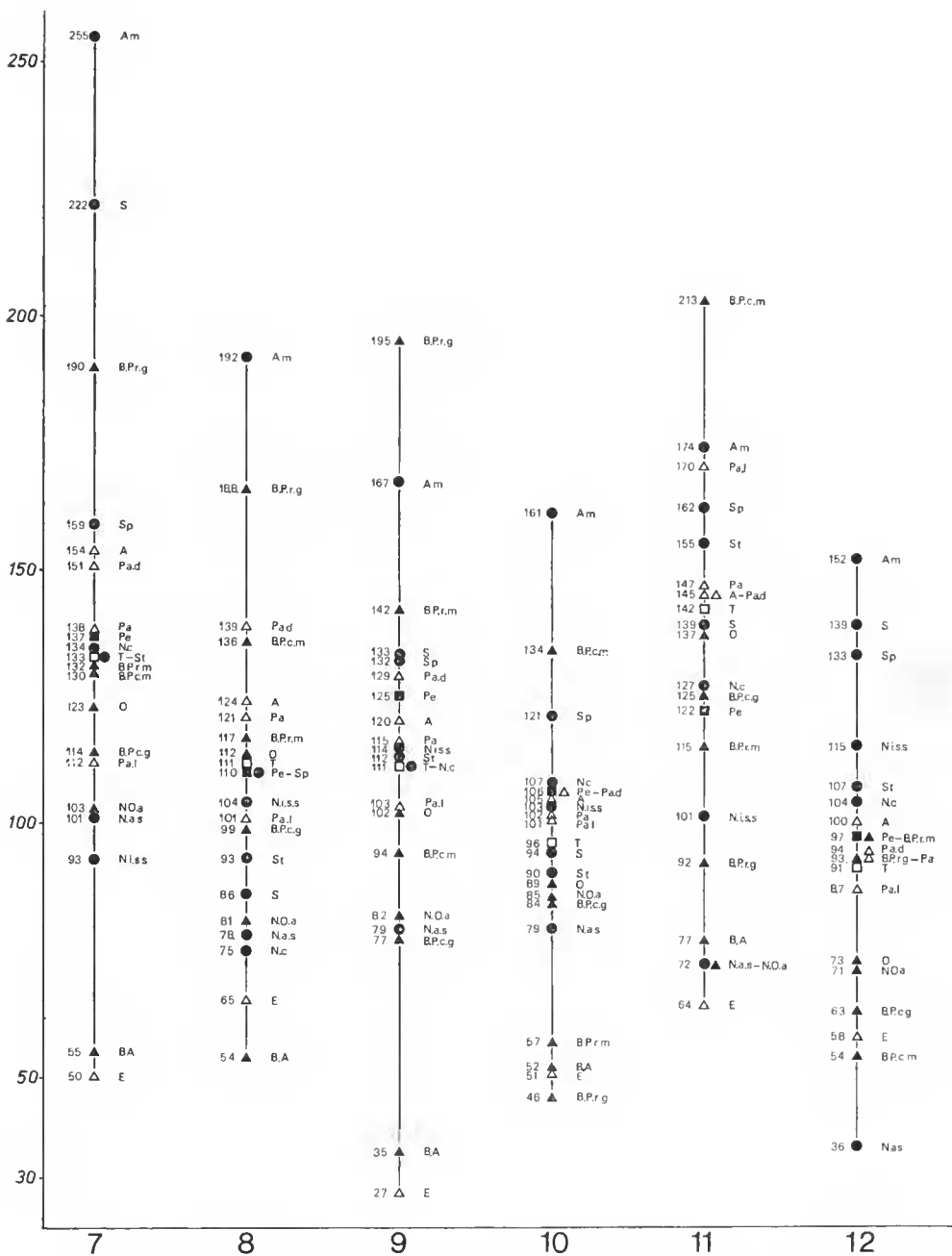


FIG. 11. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Salamandra atra* (7), *Salamandra s. fastuosa* (8), *Salamandra s. terrestris* (9), *Euproctus asper* (10), *Euproctus a. castelmouliensis* (11) et *Euproctus montanus* (12).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : puits encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpallée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie $AMR = 0,52$.



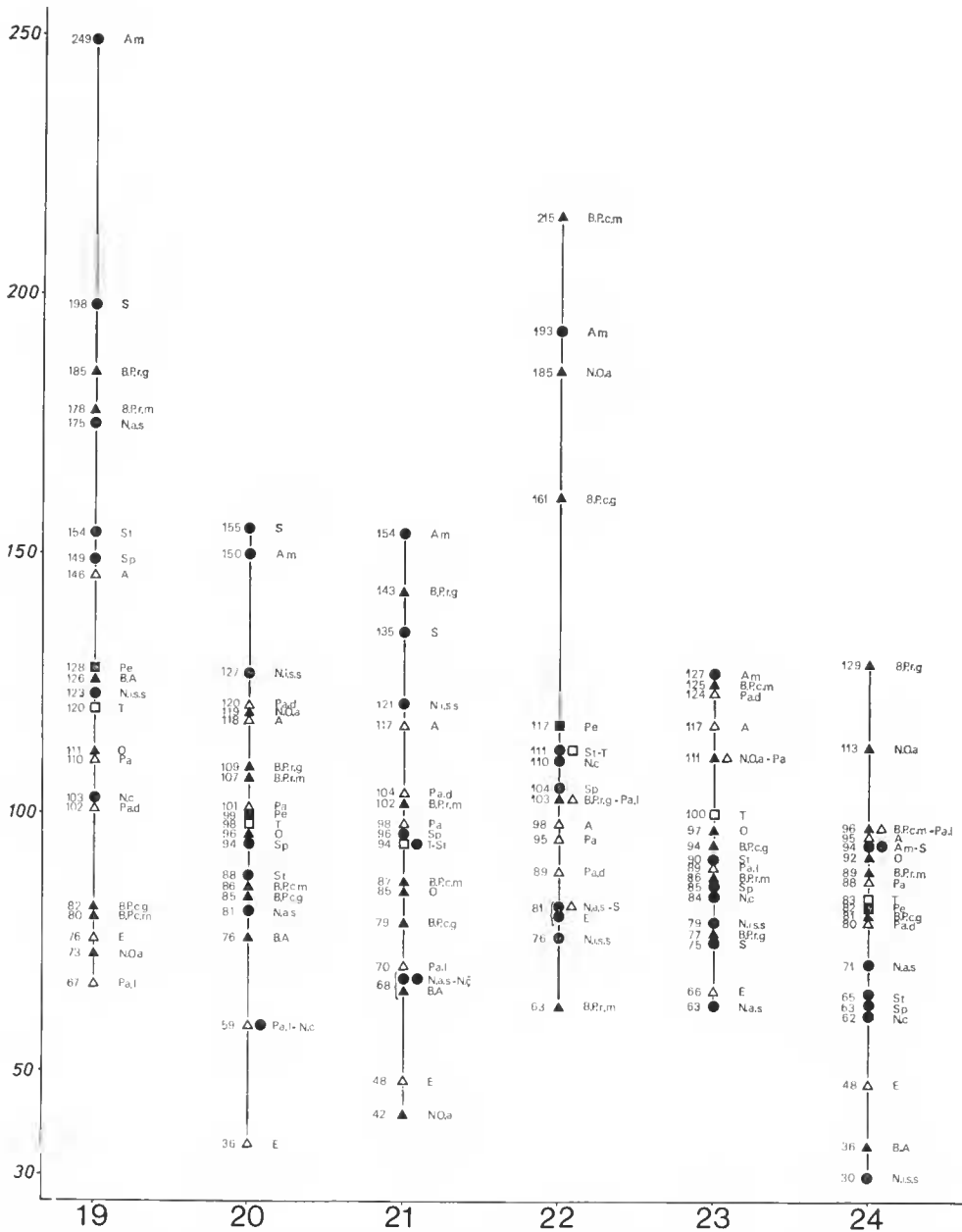


FIG. 13. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Chioglossa lusitanica* (19), d'*Hynobius naevius* (20), d'*Onychodactylus japonicus* (21), de *Necturus maculosus* (22), de *Proteus anguinus* (23) et d'*Amphiuma tridactylum* (24).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpallée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

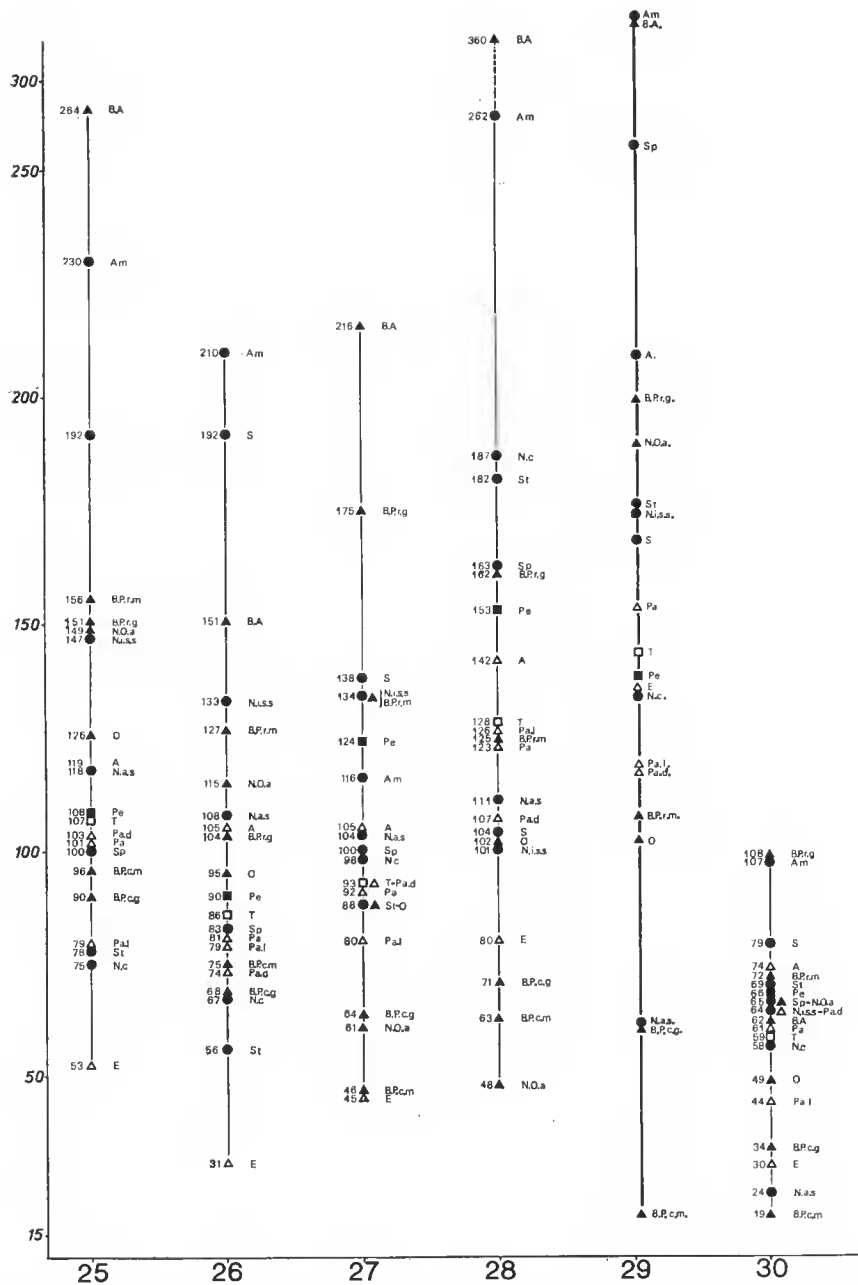


FIG. 14. — Dispersion des indices volumétriques* des régions télencéphaliques d'*Ambystoma maculatum* (25), d'*Dicamptodon ensatus* (26), de *Rhyacotriton olympicus* (28), d'*Aneides lugubris* (29) et de *Batrachoseps attenuatus* (30).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistriatum ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactive ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpalliée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie AMR = 0,52.

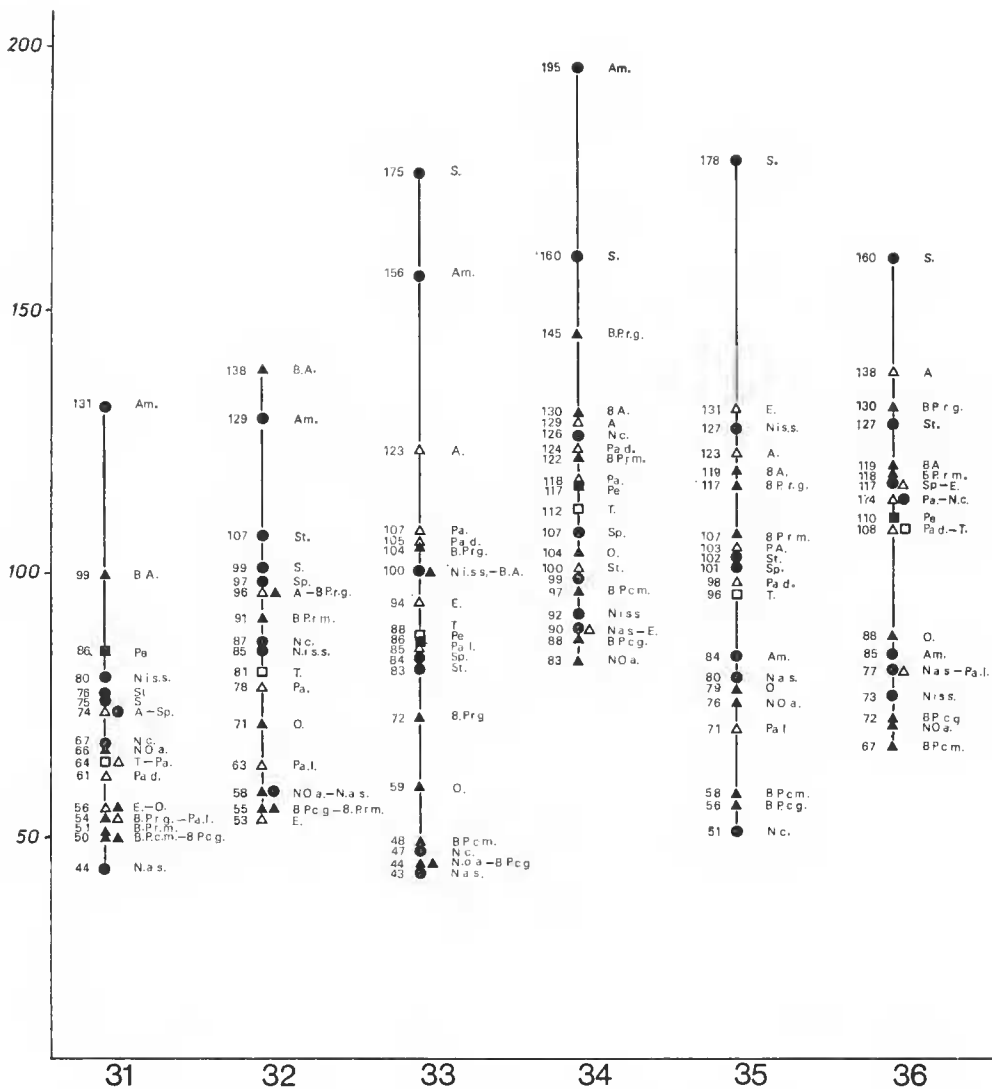


FIG. 15. — Dispersion des indices volumétriques * des régions télencéphaliques de *Desmognathus monticola* (31), de *Desmognathus quadramaculatus* (32), de *Plethodon cinereus* (33), de *Plethodon glutinosus* (34), de *Plethodon j. shermani* (35) et de *Plethodon richmondi* (36).

A : archipallium ; Am : amygdale ; B.A. : bulbe olfactif accessoire ; B.P.c.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.c.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; B.P.r.g. : couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; B.P.r.m. : couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; E : épistrium ; N.a.s. : noyau antéro-septal ; N.c. : noyau des commissures ; N.i.s.s. : noyau inter-striato-septal ; N.O.a. : *nucleus olfactorius anterior* ; O : région olfactif ; Pa : région palliée ; Pa.d. : pallium dorsal ; Pa.l. : pallium latéral ; Pe : poids encéphalique ; S : septum ; Sp : région subpallée ; St : striatum ; T : télencéphale.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie $AMR = 0,52$.

* Sur la base de *Triturus vulgaris* (porté à la valeur 100) et pour une allométrie $\text{AMR} = 0,52$.

La région subpalliée, prise dans son ensemble, est régressive dans tous les taxons ; elle accuse une très faible progression chez les Plethodontidae. Le striatum est particulièrement régressif, tandis que le noyau antéro-septal est franchement progressif. Les autres structures subpalliées apparaissent tantôt comme progressives, tantôt comme régressives, en fonction du taxon étudié. Chez les Ambystomatoidea, les Plethodontidae et les *Triturus*, l'ensemble septum, noyau inter-striato-septal, noyau des commissures et amygdale est progressif.

B. — ÉTUDE DES INDICES DE DISPERSION (VOLUMÉTRIQUES)
DES STRUCTURES TÉLÉNCÉPHALIQUES

Ces indices ont été calculés en prenant pour allométrie de référence la valeur AMR = 0,52 et, pour espèce de référence, *Triturus vulgaris* (cf. Chap. Méthode). Les résultats sont

TABLEAU II. — Indice de dispersion moyen du volume des structures télencéphaliques pour quelques taxons d'Urodèles *.

	A **	B	C	D	E	F	G	H
Télencéphale	110,02	109,96	111,75	109,71	111,67	114,00	101,00	103 50
	28,64	18,26	18,42	16,60	39,61	44,11	11,02	18,52
Aire olfactive	102,42	107,70	107,15	107,57	97,00	95,36	82,50	102,75
	28,58	23,47	23,35	17,79	34,88	38,92	18,77	16,52
Bulbe O.A. ***	117,10	75,33	77,30	102,43	170,83	158,71	117,00	213,25
	86,30	39,78	39,76	48,40	101,04	100,65	12,46	104,27
Grains B.O.P.R.	135,98	128,83	132,70	146,86	146,22	145,71	124,00	148,00
	53,66	54,22	56,67	52,53	55,54	61,73	17,57	30,93
Mitr. B.O.P.R.	113,02	110,65	115,35	135,43	117,00	111,71	104,75	135,50
	40,32	42,32	43,29	33,21	40,80	44,67	22,74	14,20
Grains B.O.P.C.	87,56	99,43	97,55	92,14	73,00	72,93	65,25	73,25
	31,48	29,74	28,31	17,35	29,74	33,55	19,28	11,53
Mitr. B.O.P.C.	97,09	121,00	117,35	96,86	67,72	67,07	67,50	70,00
	45,85	44,19	41,82	17,87	31,08	34,04	21,14	21,02
N.O.A.	99,21	93,96	87,60	92,86	108,00	112,21	68,75	93,25
	44,85	28,79	21,14	24,59	59,69	63,71	17,11	47,15
Aire palliée	112,21	110,96	112,90	112,00	115,22	119,79	110,50	99,25
	30,20	19,46	19,83	21,42	41,62	45,72	6,76	17,82
Archipallium	126,53	115,61	117,45	113,71	141,50	148,29	128,25	117,75
	39,63	19,47	19,92	20,12	54,61	60,05	7,09	17,46

* Pour chaque taxon, la première ligne de chaque région donne l'indice de dispersion volumétrique moyen et la deuxième ligne mentionne l'écart-type correspondant.

** Les taxons étudiés sont exprimés par des lettres (A à H) ; l'effectif des espèces est indiqué entre parenthèses : A (43) = Caudata ; B (23) = Salamandroidea ; C (20) = Salamandridae ; D (7) = *Triturus* ; E (18) = Ambystomatoidea ; F (14) = Plethodontidae ; G (4) = *Plethodon* ; H (4) = Ambystomatidae.

L'effectif est plus faible pour le bulbe olfactif accessoire dans deux taxons : Caudata (41) et Salamandroidea (21).

*** Bulbe O.A. = bulbe olfactif accessoire ; B.O.P.C. = bulbe olfactif principal caudal ; B.O.P.R. = bulbe olfactif principal rostral ; N.O.A. = *nucleus olfactorius anterior* ; Mitr. = noyaux mitraux.

donnés dans le tableau III (THIREAU, 1977)¹ avec une marge de variation qui a été déterminée dans des articles antérieurs (THIREAU, 1975 *d* et *e*). Dans cet article, les indices de dispersion volumétriques des structures télencéphaliques apparaissent sous forme d'illustrations (fig. 10 à 16).

1. Comparaison des structures entre elles, pour un même taxon

Le tableau II fournit l'indice de dispersion moyen des 20 structures (en ligne) pour un ensemble de 8 taxons (en colonnes : A à H). La confrontation de ces moyennes permet de mettre en évidence des différences volumétriques significatives (tabl. III), d'une structure à l'autre, pour un même taxon. Avant de commenter en détail ce tableau, nous donnerons quelques indications sur l'intégration encéphalique.

Sur un plan fonctionnel, il est classique d'admettre, dans ce type de recherche, que la structure la plus développée présente la capacité fonctionnelle la plus forte. Un tel mode de raisonnement doit être nuancé, en effet :

— Les structures télencéphaliques étudiées sont des ensembles « élémentaires » isolés par l'histologie (cf. THIREAU, 1975 *c*). Ces structures intègrent probablement tout un ensemble de fonctions dont l'une peut dominer comme c'est le cas dans les « centres » primaires.

— Le développement d'une structure pourrait s'accompagner de la recherche du diamètre et de la densité des caryons (BAUCHOT, 1963).

— L'étude qualitative et quantitative des arborisations dendritiques, en microscopie photonique et électronique, serait un complément utile.

Quoi qu'il en soit, la détermination (même fine) du volume d'une structure anatomique renseigne sur sa capacité de fonctionnement qui correspond probablement à son niveau de fonctionnement². Ces quelques remarques, de même que le peu d'informations portant sur les « fonctions » des noyaux télencéphaliques des Urodèles, nous invitent à une relative prudence.

En ce qui concerne l'étude détaillée du télencéphale des Urodèles, les interprétations fonctionnelles se trouvent simplifiées par la dominance de l'olfaction à bien des niveaux structuraux.

L'organisation des tractus télencéphaliques des Urodèles a été clairement résumée par NIEUWENHUYIS (1967). Le bulbe olfactif principal envoie une majorité de fibres vers le *nucleus olfactorius anterior*, le reste des fibres gagnant des régions télencéphaliques plus postérieures. Ce second contingent fibreux comprend un tractus olfactif latéral important et un ensemble moins bien défini de tractus olfactifs dorsal, médial et ventral. Au tractus olfactif dorsal latéral se joint le *fasciculus postolfactorius* ; cet ensemble fibreux se distribue principalement dans le pallium latéral. Le tractus olfactif ventro-latéral est bien plus petit et se termine dans la partie rostrale du striatum. Le tractus olfactif dorsal gagne

1. Le tableau V (THIREAU, 1977) rassemble les données brutes des volumes des régions télencéphaliques.

2. En effet, une structure qui ne fonctionne pas régresse sans toutefois disparaître car l'encéphale est conservateur.

TABLEAU. III. — Comparaisons entre les moyennes des indices de dispersion
(Id) du volume des régions télencéphaliques pour huit taxons.

	CAUDATA		SALAMAN- DROIDEA		SALAMAN- DRIDAE		<i>Triturus</i>	AMBYSTO- MATOIDEA	PLETHODON- TIDAE	<i>Plethodon</i>	AMBYSTOMA- TIDAE			
Télencéphale/aire olfactive	1,23	NS	0,36	NS	0,69	NS	0,23	NS	1,18	NS	1,19	80%	0,06	NS
Télencéphale/aire palliée	— 0,35	NS	— 0,18	NS	— 0,19	NS	0,22	NS	— 0,26	NS	— 1,47	NS	0,33	NS
Télencéphale/subpallium	— 0,58	NS	— 0,11	NS	— 0,50	NS	0,27	NS	— 0,60	NS	— 0,14	NS	— 0,40	NS
Aire olfactive/bulbe O.A.	— 1,04	NS	3,25	99%	2,90	999%	0,26	NS	— 2,93	99%	— 2,20	95%	— 3,06	95%
Aire olfactive/grains B.O.P.R.	— 3,62	999%	— 1,72	90%	— 1,86	90%	— 1,87	90%	— 3,18	99%	— 2,58	95%	— 3,23	95%
Aire olfactive/Mitr. B.O.P.R.	— 1,40	80%	— 0,29	NS	— 0,75	NS	— 1,96	90%	— 1,58	80%	— 1,03	NS	— 1,51	80%
Aire olfactive/grains B.O.P.C.	2,29	95%	1,05	NS	1,17	NS	1,64	80%	2,22	95%	1,63	80%	1,28	NS
Aire olfactive/Mitr. B.O.P.C.	0,65	NS	— 1,28	NS	— 0,95	NS	1,12	NS	2,66	98%	2,05	90%	1,06	NS
Aire olfactive/N.O.A.	0,40	NS	1,77	90%	2,78	98%	1,28	NS	— 0,68	NS	— 0,84	NS	1,08	NS
Aire palliée/archipallium	— 1,89	90%	— 0,81	NS	— 0,72	NS	— 0,15	NS	— 1,62	80%	— 1,41	80%	— 3,62	95%
Aire palliée/pallium dorsal	0,27	NS	0,01	NS	0,01	NS	0,06	NS	0,40	NS	0,33	NS	0,27	NS
Aire palliée/pallium latéral	1,73	90%	— 0,18	NS	— 0,22	NS	— 0,50	NS	2,13	95%	1,99	90%	2,33	90%
Aire palliée/épistriatum	6,69	999%	6,68	999%	6,21	999%	2,88	95%	3,12	99%	2,44	95%	0,24	NS
Subpallium/N.A.S.	3,19	99%	2,22	95%	2,20	95%	1,27	NS	2,22	95%	2,30	95%	2,27	90%
Subpallium/striatum	— 0,03	NS	— 0,46	NS	— 0,44	NS	0,21	NS	0,18	NS	0,04	NS	— 0,04	NS
Subpallium/septum	— 2,94	99%	— 1,63	80%	— 1,84	90%	1,80	80%	— 2,45	95%	— 2,13	95%	— 7,84	99%
Subpallium/N.C.	1,85	90%	1,63	80%	1,97	90%	0,99	NS	1,03	NS	1,07	NS	0,82	NS
Subpallium/N.I.S.S.	0,34	NS	1,66	80%	1,57	80%	0,25	NS	— 0,30	NS	— 0,08	NS	0,26	NS
Subpallium/amygdale	— 6,35	999%	— 6,42	999%	— 6,63	999%	— 3,36	98%	— 3,14	99%	— 2,36	95%	— 0,98	NS

La liste des abréviations figure au tableau II.

Chaque couple comparé, à l'intérieur d'un taxon, est soumis au test de Student-Fischer. La valeur t du test est suivie du taux de sécurité (parfois NS, soit non significatif) dépendant de l'effectif de l'échantillon.

l'archipallium et le pallium dorsal ; le tractus olfactif médial arrive au septum (rostral) et peut-être à l'archipallium ; le tractus olfactif ventral atteint le striatum (rostral). Enfin, un tractus olfactif habénulaire quitte le télencéphale pour se rendre dans le diencéphale. La région subpalliée (striatum principalement) est également un centre d'intégration d'apports sensoriels non-olfactifs issus du thalamus dorsal ; de plus des efférences motrices se dirigent vers le thalamus ventral.

Il est bien difficile, au stade des connaissances actuelles, de dresser un inventaire des fonctions de chaque structure télencéphalique. Cette situation justifie la nécessité des comparaisons volumétriques que nous allons développer, car nos résultats peuvent être utilement comparés aux résultats des neurophysiologistes (nous développerons ce point à la fin de notre travail).

Le tableau III fournit les résultats des comparaisons volumétriques entre les régions télencéphaliques, à huit niveaux taxonomiques. Quel que soit le taxon étudié, le volume des grandes régions télencéphaliques (au moyen de l'indice de dispersion Id) ne diffère pas significativement du volume télencéphalique lui-même. Une seule exception se rencontre dans le genre *Plethodon* où le télencéphale est plus développé que l'aire olfactive. Sur un plan général, il n'y a pas de modification tranchée du schéma télencéphalique d'ensemble, quel que soit le rang taxonomique envisagé. En revanche, comme nous allons le voir, la comparaison entre les régions télencéphaliques et les structures qu'elles comportent a révélé de nombreuses différences significatives (sécurité d'au moins 80 %).

La comparaison volumétrique entre l'aire olfactive et les structures qui la constituent conduit aux remarques suivantes. Chez les Salamandroidea (et les Salamandridae), le bulbe olfactif accessoire est très réduit ; en revanche, il est bien représenté chez les Ambystomatoidea (et les Ambystomatidae), les Plethodontidae (et le genre *Plethodon*). L'opposition entre un bulbe olfactif principal rostral développé et un bulbe olfactif principal caudal réduit est particulièrement tranchée chez les Ambystomatoidea (et les Ambystomatidae) aussi bien dans la couche des grains que dans la couche mitrale. Chez les Caudata pris dans leur ensemble et dans les genres *Triturus* et *Plethodon* pris séparément, le bulbe olfactif principal rostral est bien développé. Chez les Plethodontidae, le bulbe olfactif principal caudal est significativement peu développé ; chez les Caudata (et le genre *Triturus*), c'est la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal qui est peu représentée. Enfin, la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral est particulièrement développée quel que soit le taxon étudié.

En ce qui concerne l'aire palliée, l'archipallium est bien développé chez les Caudata, les Ambystomatoidea et les taxons qui lui sont inférieurs. Le pallium latéral est peu développé chez les Caudata, les Ambystomatoidea, les Plethodontidae et le genre *Plethodon*. L'épistriatum est très développé dans tous les taxons sauf dans le genre *Plethodon*. Enfin, le pallium dorsal ne présente aucune différence significative avec l'aire palliée, quel que soit le taxon étudié.

Dans le subpallium, le striatum ne présente aucune différence significative, tandis que le septum est bien développé, quel que soit le taxon. L'amygdale est très développée dans tous les taxons sauf dans le genre *Plethodon*. En revanche, le noyau antéro-septal est peu développé dans tous les taxons sauf chez les Ambystomatidae et le genre *Triturus*. Enfin, les différences significatives sont rares pour le noyau des commissures et le noyau inter-striato-septal puisque c'est seulement chez les Salamandroidea et les Salamandridae

que ces structures sont peu développées. Ajoutons que le noyau des commissures est peu développé chez les Caudata.

Cet ensemble de résultats conduit à deux conclusions : d'une part, chaque taxon présente une organisation télencéphalique (volumétrique) caractéristique quand on envisage toutes les structures détaillées ; d'autre part, les régions palliée, subpalliée et certaines structures (couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, pallium dorsal, striatum et septum) présentent des traits communs, quel que soit le taxon étudié.

2. Comparaison des taxons entre eux, pour une même structure (tabl. IV)

La comparaison de deux taxons, pour une même structure, fait apparaître des différences volumétriques au moyen du test de Student-Fischer ; les différences significatives sont fréquentes ($N = 74 \%$)¹ quand on compare deux taxons de même rang (couples).

Un certain nombre de régions se distinguent par l'absence de toute différence significative, quelle que soit la couple de taxons étudiée, il s'agit : du télencéphale, de l'aire olfactive (hormis la couple *Triturus*/*Plethodon*), de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, de l'aire palliée, du pallium dorsal (à l'exception de la couple Salamandridae/Ambystomatidae), de l'aire subpalliée, du striatum, du noyau des commissures et de l'amygdale. Ces régions présentent donc une certaine stabilité entre taxons. Un rapprochement intéressant peut être opéré avec les résultats du paragraphe précédent (cf. tabl. III). En effet, les grandes régions télencéphaliques (olfactive, palliée et subpalliée) montrent une forte stabilité tant phylogénétique (d'un taxon à l'autre) que fonctionnelle (par rapport au télencéphale). C'est également le cas du pallium dorsal (représentatif de l'aire palliée) et du striatum (pouvant se substituer au subpallium). Cette situation mériterait d'être analysée chez d'autres Vertébrés pour savoir si l'on doit lui attribuer un caractère primitif propre aux Urodèles (ou aux Amphibiens ?).

L'amygdale et la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral présentent une forte stabilité phylogénétique (d'un taxon à l'autre) et une capacité fonctionnelle élevée. Ces résultats autorisent une étude du développement volumétrique de ces structures sur un plan essentiellement fonctionnel.

D'une manière générale, si certaines régions présentent une stabilité phylogénétique d'un taxon à l'autre (télencéphale, grains du bulbe olfactif principal rostral, aire palliée, aire subpalliée, striatum, noyau des commissures et amygdale), aucune région ne donne de différences significatives pour toute couple de taxons (cf. tabl. IV). Il semblerait donc que l'incidence des capacités fonctionnelles, sur le développement volumétrique des structures télencéphaliques, est plus profonde que l'incidence phylogénétique. Si l'on s'en tient à l'aire olfactive, des régions telles que le bulbe olfactif accessoire et le bulbe olfactif principal caudal ont une « vocation » phylogénétique non négligeable. Il convient donc de les écarter d'une étude de l'olfaction à partir des centres olfactifs primaires.

1. $N =$ effectif.

TABLEAU IV. — Comparaisons entre les moyennes des indices de dispersion (Id) du volume d'une même région télencéphalique, pour des couples de taxons.

	A	B	C	D	E
Télencéphale	— 0,170 NS	— 0,180 NS	1,043 NS	0,814 NS	0,700 NS
Aire olfactive	1,118 NS	1,013 NS	2,171 90 %	0,450 NS	0,556 NS
Bulbe O.A.	— 3,768 99 %	— 2,874 98 %	— 0,754 NS	— 2,571 90 %	— 0,930 NS
Grains B.O.P.R.	— 1,005 NS	— 0,625 NS	1,053 NS	— 0,765 NS	— 0,101 NS
Mitr. B.O.P.R.	— 0,487 NS	0,237 NS	1,812 80 %	— 1,679 80 %	— 1,713 80 %
Grains B.O.P.C.	2,824 99 %	2,243 95 %	2,306 90 %	2,838 95 %	— 0,030 NS
Mitr. B.O.P.C.	4,526 999 ‰	3,854 99 %	2,341 90 %	3,366 95 %	— 0,241 NS
N.O.A.	— 0,918 NS	— 1,393 80 %	1,909 80 %	— 0,235 NS	0,652 NS
Aire palliée	— 0,401 NS	— 0,530 NS	0,171 NS	1,372 NS	1,358 NS
Archipallium	— 1,918 90 %	— 1,852 90 %	— 1,733 80 %	— 0,031 NS	1,672 80 %
Pallium dorsal	0,109 NS	— 0,090 NS	0,234 NS	2,071 90 %	1,368 NS
Pallium latéral	2,369 95 %	2,181 95 %	3,115 95 %	1,806 80 %	0,172 NS
Épistriatum	— 1,017 NS	— 1,588 80 %	— 2,283 90 %	1,390 NS	2,437 90 %
Aire subpallée	— 0,825 NS	— 0,590 NS	0,685 NS	0,172 NS	0,512 NS
N.A.S.	0,612 NS	1,165 NS	1,563 80 %	— 1,748 80 %	— 2,241 90 %
Striatum	— 0,306 NS	— 0,350 NS	0,388 NS	0,579 NS	0,690 NS
Septum	— 2,315 95 %	— 1,929 90 %	— 1,932 80 %	— 1,023 NS	0,999 NS
N.C.	— 0,385 NS	— 0,118 NS	0,656 NS	— 0,130 NS	— 0,076 NS
N.I.S.S.	— 1,839 90 %	— 1,130 NS	0,330 NS	— 2,198 90 %	— 0,216 NS
Amygdale	— 0,369 NS	0,047 NS	1,261 NS	0,348 NS	— 0,318 NS

A = Salamandroidea/Ambystomatoidea ; B = Salamandridae/Plethodontidae ; C = *Triturus/Plethodon* ; D = Salamandridae/Ambystomatidae ; E = Plethodontidae/Ambystomatidae.

La liste des abréviations figure au tableau II. Les comparaisons de deux taxons, pour une même région, sont exprimées par la valeur du test de Student-Fischer dont la sécurité dépend de l'effectif minimum de chaque couple de taxons.

3. Étude détaillée de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral

La recherche des capacités olfactives des Urodèles est plus sûre à partir des centres d'intégration primaire : le bulbe olfactif principal et le bulbe olfactif accessoire. Nous avons remarqué que le bulbe olfactif accessoire a une capacité fonctionnelle (tabl. III) limitée chez les Salamandroidea et les Salamandridae ; en revanche, il est bien représenté chez les Ambystomatoidea et aux niveaux taxonomiques d'un rang inférieur à ce sous-Ordre. Le tableau IV montre des oppositions dans le développement phylogénétique de cette structure. En conséquence, le choix du bulbe olfactif accessoire comme structure de référence des capacités olfactives des Urodèles ne nous a pas semblé judicieux. Dans le bulbe olfactif principal, la couche des grains du bulbe rostral est seule à ne pas présenter d'oppositions phylogénétiques significatives (tabl. IV) ; de plus, elle est très développée quel que soit le rang taxonomique étudié (tabl. III). La couche en question nous a donc semblé fort appropriée à la recherche d'un classement des capacités olfactives des Urodèles. Les figures 10 à 16 donnent les valeurs des Id^1 de cette structure. La valeur la plus basse se rencontre chez *Euproctus asper* ($Id = 46$) qui devient l'espèce de référence avec un indice olfactif $I^0 = 1$ équivalent à $Id = 46$.

La capacité olfactive des Urodèles varie d'un facteur 6 : $I^0 = 1$ chez *Euproctus asper* et $I^0 = 5,96$ chez *Aneides lugubris*. Nous avons partagé ce champ de capacités olfactives en trois secteurs détaillés au tableau V :

- espèces à capacité olfactive réduite : secteur I ($1 < I^0 \leq 2,65$) ;
- espèces à capacité olfactive moyenne : secteur II ($2,66 < I^0 \leq 4,31$) ;
- espèces à capacité olfactive élevée : secteur III ($4,32 < I^0 \leq 5,96$).

Le tableau V permet d'apprécier la capacité olfactive des Urodèles. L'examen détaillé des espèces de *Triturus* nous a semblé riche d'enseignement. En effet, *Triturus montandoni* a la capacité olfactive la plus basse du genre ($I^0 = 2,04$) et *Triturus cristatus* présente la capacité olfactive la plus élevée ($I^0 = 5,04$), soit un facteur 2,5 entre ces deux espèces.

THORN (1969) donne des indications sur le biotope et le comportement sexuel des Tritons : il semble bien qu'il existe une assez forte similitude d'une espèce à l'autre. Si des différences de biotope sont liées à l'altitude de répartition des espèces, en revanche, tous les *Triturus* ont une vie active inféodée au milieu aquatique (l'estivation et l'hibernation ayant lieu à terre, dans la grande majorité des cas). Le schéma d'ensemble du comportement sexuel de ces animaux est voisin du cas de *Triturus vulgaris* ; il se déroule dans l'eau chez toutes les espèces de *Triturus*. Chez *Triturus alpestris*, *Triturus vulgaris* et *Triturus cristatus*, l'importance de l'olfaction dans l'éthologie sexuelle a été mise en évidence par GAUSS (1961) et semble s'étendre à l'ensemble des *Triturus* (THORN, 1968). Nos résultats montrent que des différences de capacités olfactives sont en place chez les *Triturus* (facteur 2,5) ; une étude comparée de l'olfaction aux points de vue éthologique et neurophysiologique permettrait peut-être de confirmer notre résultat. La comparaison des *Plethodon* (4 espèces) révèle des capacités olfactives variant d'un facteur 1,5 entre *Plethodon cinereus* ($I^0 = 2,26$) et *Plethodon glutinosus* ($I^0 = 3,15$), cela reflète une homogénéité plus forte que chez les *Triturus*.

1. Id ou indice de dispersion volumétrique.

TABLEAU V. — Capacité olfactive I° des Urodèles,
d'après l'étude de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral.

SECTEUR I			
<i>Euproctus asper</i> *	0,70	1,00 **	1,30
<i>Tylototriton verrucosus</i>	0,74	1,07	1,39
<i>Desmognathus monticola</i>	0,80	1,17	1,54
<i>Eurycea bislineata willerae</i>	0,96	1,39	1,83
<i>Proteus anguinus</i>	1,15	1,67	2,20
<i>Pleurodeles walil</i>	1,28	1,87	2,46
<i>Salamandrina terdigitata</i>	1,30	1,89	2,48
<i>Euproctus asper castelmouliensis</i>	1,89	2,00	2,11
<i>Euproctus montanus</i>	1,39	2,02	2,65
<i>Taricha granulosa</i>	1,41	2,04	2,67
<i>Triturus montandoni</i>	1,41	2,04	2,67
<i>Desmognathus quadramaculata</i>	1,43	2,09	2,74
<i>Triturus vulgaris</i>	1,50	2,17	2,85
<i>Necturus maculosus</i>	1,54	2,24	2,93
<i>Ambystoma texanum</i>	1,57	2,26	2,96
<i>Plethodon cinereus</i>	1,57	2,26	2,96
<i>Triturus marmoratus</i>	1,57	2,28	3,00
<i>Batrachoseps attenuatus</i>	1,63	2,35	3,07
<i>Hynobius naevius</i>	1,63	2,37	3,11
<i>Plethodon jordani shermani</i>	1,76	2,54	3,33
<i>Taricha rivularis</i>	1,35	2,59	3,39
SECTEUR II			
<i>Amphiuma tridactylum</i>	1,93	2,80	3,67
<i>Plethodon richmondi</i>	1,96	2,83	3,70
<i>Onychodactylus japonicus</i>	2,96	3,11	3,26
<i>Plethodon glutinosus</i>	2,17	3,15	4,13
<i>Triturus helveticus</i>	3,03	3,17	3,33
<i>Ambystoma maculatum</i>	2,26	3,28	4,30
<i>Triturus boscai</i>	2,30	3,35	4,39
<i>Ensatina eschscholtzii</i>	2,39	3,46	4,52
<i>Rhyacotriton olympicus</i>	2,43	3,52	4,61
<i>Salamandra salamandra fastuosa</i>	3,39	3,61	3,83
<i>Dicamptodon ensatus</i>	2,63	3,80	4,98
<i>Chioglossa lusitanica</i>	2,78	4,02	5,26
<i>Bolitoglossa altamazonica</i>	2,83	4,11	5,39
<i>Eurycea longicauda</i>	2,83	4,11	5,39
<i>Salamandra atra</i>	3,91	4,13	4,35
<i>Salamandra salamandra terrestris</i>	4,02	4,24	4,46
<i>Ensatina eschscholtzii xanthoptica</i>	2,93	4,24	5,54
<i>Triturus alpestris</i>	4,07	4,28	4,50
SECTEUR III			
<i>Hydromantes italicus</i>	4,50	4,70	4,89
<i>Cynops pyrrhogaster</i>	3,37	4,87	6,37
<i>Triturus cristatus</i>	3,48	5,04	6,61
<i>Aneides lugubris</i>	4,11	5,96	7,80

* Espèce de référence.

** La valeur centrale de l'indice olfactif I° est encadrée par sa variabilité intraspécifique (cf. THIREAU, 1975 d, e et 1977).

C. — ÉTUDE DES CORRÉLATIONS ENTRE LES STRUCTURES TÉLÉNCÉPHALIQUES
(Tabl. VI)

La recherche des coefficients de corrélation (r) liant les volumes des structures téléncéphaliques prises deux à deux permet d'apprécier, dans l'ensemble des Urodèles, les connexions fonctionnelles les plus probables. En effet, plus r est proche de 1, plus il y a de chances qu'existe une connexion fonctionnelle entre les deux structures en cause. Quand $r = 0,7071$, il y a 50 % de chances pour que les variations d'une structure soient dues aux variations de l'autre structure (on a alors $r^2 \% = 50$). L'on pourrait retenir cette valeur comme seuil en deçà duquel la corrélation fonctionnelle est peu probable. Nous avons préféré déterminer un seuil, cas par cas, en calculant la moyenne des coefficients $r^2 \%$ de l'ensemble des couples que l'on peut constituer entre chacun des structures téléncéphaliques et toutes les autres.

Nous allons étudier, les unes après les autres, les corrélations fonctionnelles des 16 structures téléncéphaliques. Les résultats portent sur 41 espèces pour le bulbe olfactif accessoire et sur 43 espèces pour les 15 autres structures téléncéphaliques ; ils sont consignés dans le tableau VI.

1. Liaisons du bulbe olfactif accessoire

Cette structure olfactive primaire ne présente pas, avec les autres structures téléncéphaliques, un lien volumétrique capable de déterminer ses centres de projection avec sécurité. En effet, $\bar{r}^2 \% = 48$ et les structures les mieux corrélées au bulbe olfactif accessoire sont le noyau inter-striato-septal ($r^2 \% = 61$), l'archipallium ($r^2 \% = 58$) et le septum ($r^2 \% = 57$) ; toutes ces valeurs sont faibles. Un tel résultat individualise le bulbe olfactif accessoire en lui confirmant son rôle phylogénétique non seulement entre les taxons d'Urodèles, comme nous l'avons vu, mais aussi en conférant aux Urodèles, de ce point de vue, une place probablement originale dans la série des Vertébrés.

2. Liaisons du bulbe olfactif principal

La couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ($\bar{r}^2 \% = 72$) présente une connexion étroite avec les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ($r^2 \% = 91$), ce qui était prévisible. L'information olfactive est ensuite distribuée vers l'archipallium ($r^2 \% = 83$), le pallium dorsal ($r^2 \% = 79$), le septum ($r^2 \% = 78$), le striatum ($r^2 \% = 77$) et l'amygdale ($r^2 \% = 76$). La couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($\bar{r}^2 \% = 80$) est en connexion étroite avec les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 94$) et le pallium dorsal ($r^2 \% = 91$).

Les noyaux mitraux (s. l.) ont des corrélations fonctionnelles étroites avec la couche des grains (s. l.), comme nous venons de le voir. De plus, les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ($\bar{r}^2 \% = 71$) sont en connexion avec l'archipallium ($r^2 \% = 81$) et le pallium dorsal ($r^2 \% = 80$) ; les noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ($\bar{r}^2 \% = 71$)

TABLEAU VI. — Recherche des corrélations entre les 16 structures télencéphaliques. Chaque valeur indique le pourcentage de la variation d'une structure due aux variations de l'autre, pour les 120 relations télencéphaliques.

	Boa	Gbopr	Mbopr	Gbope	Mbope	Noa	Arch	Pd	Pl	Ep	Nas	St	Sep	Neom	Niss	Amy
Boa	0	47	47	40	28	47	58	48	42	53	48	47	57	53	61	46
Gbopr	47	0	91	72	57	74	83	79	74	63	69	77	78	74	72	76
Mbopr	47	91	0	73	61	70	81	80	69	58	72	72	77	70	73	73
Gbope	40	72	73	0	94	82	87	91	94	76	87	89	71	86	77	81
Mbcpe	28	57	61	94	0	69	76	84	87	67	84	80	57	80	67	74
Noa	47	74	70	82	69	0	85	81	76	69	68	78	77	79	76	80
Arch	58	83	81	87	76	85	0	96	87	74	82	92	88	86	85	84
Pd	48	79	80	91	84	81	96	0	90	72	81	90	82	85	83	81
Pl	42	74	69	94	87	76	87	90	0	80	82	90	69	87	74	79
Ep	53	63	58	76	67	69	74	72	80	0	66	75	57	70	61	59
Nas	48	69	72	87	84	68	82	81	82	66	0	80	70	76	76	77
St	47	77	72	89	80	78	92	90	90	75	80	0	74	92	78	83
Sep	57	78	77	71	57	77	88	82	69	57	70	74	0	69	85	74
Neom	53	74	70	86	80	79	86	85	87	70	76	92	69	0	73	83
Niss	61	72	73	77	67	76	85	83	74	61	76	78	85	73	0	80
Amy	46	76	73	81	74	80	84	81	79	59	77	83	74	83	80	0

Boa = bulbe olfactif accessoire ; Gbopr = couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ; Mbopr = noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral ; Gbope = couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ; Mbope = noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal ; Noa = *nucleus olfactorius anterior* ; Arch = archipallium ; Pd = pallium dorsal ; Pl = pallium latéral ; Ep = épistriatum ; Nas = noyau antéro-septal ; St = striatum ; Sep = septum ; Neom = noyau des commissures ; Niss = noyau inter-striato-septal ; Amy = amygdale.

sont liés au pallium latéral ($r^2 \% = 87$), au pallium dorsal et au noyau antéro-septal ($r^2 \% = 84$), au striatum et au noyau des commissures ($r^2 \% = 80$).

En somme, l'information olfactive arrive au bulbe olfactif principal (s.l.), puis est distribuée vers des centres secondaires du pallium (s.l.).

3. Liaisons du *nucleus olfactorius anterior* ($r^2 \% = 74$)

Cette structure reçoit des informations olfactives secondaires depuis la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 82$). Le *nucleus olfactorius anterior* est en corrélation étroite avec l'archipallium ($r^2 \% = 85$) et le pallium dorsal ($r^2 \% = 81$) qui sont sous domination olfactive.

4. Liaisons de l'aire palliée

L'archipallium et le pallium dorsal sont de véritables « carrefours » par l'étroitesse de leurs corrélations intratélencéphaliques : pour l'archipallium $\bar{r}^2 \% = 83$ et pour le pallium dorsal $\bar{r}^2 \% = 82$. Ces résultats sont supérieurs à ceux de toute autre structure télencéphalique. Entre l'archipallium et le pallium dorsal existe une corrélation très élevée avec $r^2 \% = 96$; c'est la plus forte de l'ensemble des 120 corrélations intratélencéphaliques que nous avons étudiées. L'archipallium est un centre de projection tertiaire puisqu'il reçoit principalement des informations olfactives en provenance du pallium dorsal. Ce résultat témoigne de l'ancienneté phylogénétique du paléopallium. L'archipallium des Vertébrés inférieurs est en connexion fonctionnelle avec l'hypothalamus, centre coordinateur du système végétatif ; ce dernier semble donc très tributaire des informations olfactives. L'archipallium est aussi en connexion étroite avec le striatum ($r^2 \% = 92$) et le septum ($r^2 \% = 88$) ; nous y reviendrons.

Le pallium dorsal reçoit des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 91$). Des connexions étroites s'établissent entre le pallium dorsal et le striatum ou le pallium latéral ($r^2 \% = 90$).

Le pallium latéral ($\bar{r}^2 \% = 79$) reçoit des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 94$) ; il est en connexion étroite avec le pallium dorsal et le striatum ($r^2 = 90$) et, à un moindre degré, avec la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal, l'archipallium et le noyau des commissures ($r^2 = 87$).

Enfin, l'épistriatum ($\bar{r}^2 \% = 67$) présente une corrélation élevée avec le pallium latéral ($r^2 \% = 80$) qui lui est contigu ; les corrélations sont plus lâches avec la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 76$) et le striatum ($r^2 \% = 75$).

5. Liaisons de l'aire subpalliée

Le striatum est fort intéressant ($\bar{r}^2 \% = 80$) du point de vue des corrélations fonctionnelles intratélencéphaliques : il est en liaison étroite avec des centres olfactifs secondaires (pallium dorsal ou pallium latéral, $r^2 \% = 90$), tertiaire (archipallium, $r^2 \% = 92$)

et le noyau des commissures ($r^2 \% = 92$). Les afférences olfactives au striatum semblent importantes car, de plus, il doit entretenir des liaisons fonctionnelles avec la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 89$). Le striatum des Vertébrés inférieurs est un centre de coordination prémotrice de tous les apports sensoriels qui semblent donc sous la dominance olfactive.

Un lien fonctionnel étroit unit le noyau des commissures et le striatum $r^2 \% = 92$. Le noyau des commissures ($\bar{r}^2 \% = 78$) est formé des commissures paléopalliée et archipalliée ; il est en corrélation étroite avec l'archipallium ($r^2 \% = 86$) et le paléopallium (pallium dorsal, $r^2 \% = 85$; pallium latéral, $r^2 \% = 87$). Il lui parvient probablement des informations olfactives de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 86$).

Le noyau antéro-septal ($\bar{r}^2 \% = 75$) présente le même schéma fonctionnel que le noyau des commissures : liaisons étroites avec le bulbe olfactif principal caudal (couche des grains, $r^2 \% = 87$; noyaux mitraux, $r^2 \% = 84$) et le pallium (archipallium, $r^2 \% = 82$; pallium dorsal, $r^2 \% = 81$; pallium latéral, $r^2 \% = 82$).

Le noyau inter-striato-septal ($\bar{r}^2 \% = 75$) reçoit, des centres primaires, une information olfactive peu importante. Toutefois, l'information olfactive des centres secondaire (pallium dorsal, $r^2 \% = 83$) et tertiaire (archipallium, $r^2 \% = 85$) est plus abondante. Le noyau inter-striato-septal est bien corrélé au septum ($r^2 \% = 85$) et plus modestement corrélé à l'amygdale ($r^2 \% = 80$).

Le septum ($\bar{r}^2 \% = 72$) est lié fonctionnellement à l'archipallium ($r^2 \% = 88$), au noyau inter-striato-septal ($r^2 \% = 85$) et au pallium dorsal ($r^2 \% = 82$). En somme, le septum et le noyau inter-striato-septal sont des structures dont la vocation n'est pas essentiellement olfactive.

Enfin, l'amygdale ($\bar{r}^2 \% = 75$) est une structure recevant des informations olfactives secondaires de la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal ($r^2 \% = 81$). L'importance des afférences olfactives de l'amygdale est confirmée par les relations qu'elle entretient avec d'autres structures olfactives (archipallium, $r^2 \% = 84$ et pallium dorsal, $r^2 \% = 81$) ou des structures sous dominance olfactive (striatum et noyau des commissures, $r^2 \% = 83$).

6. Perspectives et limites de la méthode

Les corrélations volumétriques entre structures télencéphaliques constituent une argumentation indirecte dans la recherche des connexions fonctionnelles. L'étude de ces corrélations ne saurait prétendre fournir des réponses définitives face à la complexité de fonctionnement du système nerveux central. Toutefois, les résultats qu'apporte l'étude du bulbe olfactif principal sont probablement la meilleure justification de la méthode que nous utilisons.

En effet, la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral constitue, avec la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral, la plus étroite ($r^2 = 91$) des 15 corrélations intratélencéphaliques possibles ($47 < r^2 < 91$, $\bar{r}^2 = 72$)¹. De la même manière, la couche des grains du bulbe olfactif principal caudal est corrélée au mieux ($r^2 = 94$) avec

1. r^2 = moyenne des corrélations.

la couche des noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal quand on passe en revue chacune des 15 corrélations intratélencéphaliques ($40 < r^2 < 94$, $\bar{r}^2 = 80$). En somme, les noyaux mitraux (s. l.) et les grains (s. l.) ont, à la fois, des corrélations volumétriques et des connexions fonctionnelles étroites.

Des corrélations volumétriques élevées entre deux structures permettent donc de supposer l'existence de connexions fonctionnelles entre ces structures. Ces connexions ne préjugent en rien du ou des traetus fibreux suivis car elles peuvent être soit directes (pas de relais synaptique) soit indirectes (un ou plusieurs relais synaptiques) ; nous ne sommes pas en mesure, par nos seuls résultats, d'indiquer la direction de ces connexions fonctionnelles. Les structures corrélées peuvent appartenir au même hémisphère cérébral ou non, l'étroitesse de la corrélation ne changera pratiquement pas puisque les structures symétriques ont à peu près le même volume (cf. THIREAU, 1975 *d* et *e*). Ces corrélations donnent une indication des connexions fonctionnelles les plus probables pour l'ensemble des Urodèles.

Une autre méthode d'analyse des connexions fonctionnelles du système nerveux central (elle aussi perfectible) repose sur les phénomènes de dégénérescence suivant NAUTA (1957), FINK et HEIMER (1967). Chez les Urodèles, cette méthode n'a été appliquée, à notre connaissance, que par KOKOROS et NORTHCUTT (1977) chez *Ambystoma tigrinum tigrinum* (Green) afin de déceler, principalement, les efférences télencéphaliques.

Notre méthode de recherche des connexions fonctionnelles se fait par le biais des volumes régionaux télencéphaliques tandis que KOKOROS et NORTHCUTT suivent la dégénérescence consécutive à l'ablation d'une région télencéphalique. Ces auteurs ne peuvent mettre en évidence que des connexions fonctionnelles directes et cela, actuellement, chez une seule espèce d'Urodèle.

En tenant compte des remarques précédentes, nous pouvons tenter de comparer nos résultats à ceux de KOKOROS et NORTHCUTT (1977). Selon ces auteurs, l'ablation de l'hémisphère cérébral droit entraîne, dans l'autre hémisphère, des dégénérescences au niveau du striatum, de l'amygdale, du noyau inter-striato-septal, du septum (médial et latéral) et de l'archipallium ; en revanche, il n'y a pas, à proprement parler, de dégénérescence du pallium dorsal.

A partir du tableau VI, l'on peut établir un classement des moyennes des corrélations intratélencéphaliques ($\bar{r}^2$) qu'a une structure télencéphalique avec toutes les autres ; 10 structures (précédées d'un astérisque) ont une corrélation supérieure ou égale à la moyenne générale ($\bar{r}^2 = 74$), tandis que les 6 autres ont une corrélation moyenne plus faible :

* Archipallium.....	83
* Pallium dorsal.....	82
* Striatum.....	80
* Grains du bulbe olfactif principal caudal.....	80
* Pallium latéral.....	79
* Noyau des commissures.....	78
* Noyau antéro-septal.....	75
* Noyau inter-striato-septal.....	75
* Amygdale.....	75
* <i>Nucleus olfactorius anterior</i>	74
Septum.....	72
Grains du bulbe olfactif principal rostral.....	72
Noyaux mitraux du bulbe olfactif principal rostral.....	71

Noyaux mitraux du bulbe olfactif principal caudal.....	71
Épistriatum	67
Bulbe olfactif accessoire.....	48

Nous partageons les conclusions de KOKOROS et NORTHCUTT quant à l'importance fonctionnelle de l'archipallium, du striatum, du noyau inter-striato-septal et de l'amygdale dans les connexions intratélencéphaliques ; en revanche, le rôle fonctionnel du septum serait moindre. Nos résultats complètent les données de KOKOROS et NORTHCUTT en suggérant des connexions fonctionnelles intratélencéphaliques importantes pour le pallium dorsal, les grains du bulbe olfactif principal caudal, le pallium latéral, le noyau des commissures, le noyau antéro-septal et le *nucleus olfactorius anterior*. L'ablation d'un hémisphère cérébral d'*Ambystoma t. tigrinum* n'entraîne pas, selon KOKOROS et NORTHCUTT, de dégénérescence contralatérale du pallium dorsal. Cette structure a pourtant une grande importance fonctionnelle puisqu'elle se place en tête des moyennes des corrélations intratélencéphaliques avec $\bar{r}^2 = 82$.

Dans une autre expérience sur *Ambystoma t. tigrinum*, KOKOROS et NORTHCUTT font une ablation partielle de l'archipallium et du pallium latéral jointe à l'ablation totale du pallium dorsal, et observent une dégénérescence de l'archipallium et du septum contralatéraux.

Nos résultats permettent une interprétation possible de cette situation :

1^o La dégénérescence de l'archipallium reviendrait aux trois structures qui ont été supprimées. En effet, la liaison pallium latéral-archipallium ($r^2 = 87$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium latéral ($\bar{r}^2 = 79$) ou de l'archipallium ($\bar{r}^2 = 83$). De la même manière, la liaison pallium dorsal-archipallium ($r^2 = 96$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium dorsal ($\bar{r}^2 = 82$) ou de l'archipallium ($r^2 = 83$)¹. Donc les études de dégénérescence après ablation et notre analyse volumétrique convergent pour estimer que des liaisons fonctionnelles étroites existent dans chacune des deux couples.

2^o La dégénérescence du septum contralatéral reviendrait au pallium dorsal et (surtout) à l'archipallium ipsilatéraux qui ont été supprimés. En effet, d'une part, la liaison archipallium-septum ($r^2 = 88$) est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes de l'archipallium ($\bar{r}^2 = 83$) comme du septum ($\bar{r}^2 = 72$) ; d'autre part, la liaison pallium dorsal-septum ($r^2 = 82$) est égale aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium dorsal ($\bar{r}^2 = 82$). Cette dernière est *supérieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du septum ($\bar{r}^2 = 72$), tandis que la liaison pallium latéral-septum ($r^2 = 69$) est *inférieure* aux liaisons intratélencéphaliques moyennes du pallium latéral ($\bar{r}^2 = 79$) ou du septum ($\bar{r}^2 = 72$).

L'ensemble de ces résultats confirme le bien-fondé de notre démarche qui peut compléter utilement les analyses de dégénérescence dont l'étude quantitative et la généralisation seraient bien souhaitables.

1. Une liaison archipalliée de type commissural existe (commissure archipalliée) mais elle ne peut pas être mise en évidence par notre méthode car toute couple de structures symétriques a toujours une liaison $r^2 \sim 100$.

CONCLUSION

L'architectonique et la variabilité volumétrique des régions télencéphaliques des Amphibiens Urodèles débouche sur un ensemble de conclusions indicatrices : de l'évolution de l'Ordre ou des taxons inférieurs ; de l'intégration de quelques tendances adaptatives liées à l'écologie des animaux ; du fonctionnement des circuits intratélencéphaliques.

Conclusions à caractère évolutif

Les Urodèles ont une disposition périventriculaire des masses nucléaires télencéphaliques, qu'on considère comme un type primitif d'organisation.

L'examen qualitatif des Urodèles montre que le plan d'organisation générale est maintenu à tous les niveaux taxonomiques, tant dans l'inventaire que dans la topographie des 16 régions du télencéphale ; il apparaît, de ce point de vue, foncièrement conservateur. L'absence de bulbe olfactif accessoire chez les Proteidae confère à cette région un poids évolutif important.

L'analyse volumétrique des régions télencéphaliques précise la signification évolutive de cet étage.

Chez les Urodèles, le volume de l'aire olfactive présente une transformation phylogénétique progressive ; l'aire palliée est assez stable tandis que l'aire subpalliée accuse une transformation phylogénétique régressive. L'analyse plus détaillée de ces aires révèle que :

- le bulbe olfactif principal est responsable de la transformation phylogénétique progressive de l'aire olfactive ;
- le pallium dorsal est progressif et s'oppose à la transformation régressive de l'archipallium ;
- le noyau antéro-septal est progressif alors que le striatum est régressif.

Chez les Plethodontidae, l'allométrie interspécifique se rapproche de l'isométrie dans la majorité des régions télencéphaliques : un tel résultat traduit un rythme évolutif accentué.

Cinq couples de taxons de même rang (Salamandroidea/Ambystomatoidea ; Salamandridae/Plethodontidae ; *Triturus*/*Plethodon* ; Salamandridae/Ambystomatidae ; Plethodontidae/Ambystomatidae) ne peuvent pas se dissocier par des différences volumétriques significatives de la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral, de l'aire palliée, de l'aire subpalliée (striatum ou noyau des commissures ou amygdale) ; l'ensemble de ces cinq couples de taxons n'est affecté par aucune différence significative permanente, quelle que soit la région télencéphalique étudiée ; l'organisation volumétrique du télencéphale des Urodèles présenterait une relative stabilité.

Conclusions à caractère adaptatif

Dans un précédent article (THUREAU, 1975 *b*) nous avons déjà effectué des rapprochements entre le niveau d'encéphalisation et l'écologie. En fait, les Urodèles ne présentent

pas une conquête de niches écologiques telle que l'on puisse suivre souvent une variation du volume télencéphalique concomitante. La tendance vers l'apodie ou le fouissage s'accompagne d'une diminution du volume du télencéphale ; à l'inverse, un accroissement de volume du télencéphale accompagne l'adaptation au milieu désertique ou au milieu arboricole. En effet :

— Chez *Batrachoseps attenuatus* qui présente une réduction de ses membres, toutes les régions télencéphaliques sont moins volumineuses que celles des autres Bolitoglossini (*Hydromantes italicus*, *Bolitoglossa altamazonica*). *Amphiuma tridactylum* a également des membres réduits et sa comparaison avec *Necturus maculosus* (espèce aquatique et peu évoluée) montre que (hormis le bulbe olfactif principal rostral et le septum) toutes ses régions télencéphaliques sont moins volumineuses¹.

— Chez *Ambystoma texanum* qui présente des tendances au fouissage, son télencéphale est plus réduit (pour toutes ses régions) que celui d'*Ambystoma maculatum*.

— L'adaptation à l'arboricole de *Ensatina e. eschscholtzii* et *Ensatina e. xanthoptica*, l'adaptation désertique d'*Aneides lugubris* s'accompagnent d'une augmentation volumétrique de la quasi-totalité des régions télencéphaliques, par rapport à *Plethodon cinereus*, Plethodontini de base.

La couche des grains du bulbe olfactif principal rostral ne présente pas de différence volumétrique significative entre les membres de chacun des 5 couples de taxons étudiés (Salamandroidea/Ambystomatoidea ; Salamandridae/Plethodontidae ; *Triturus*/*Plethodon* ; Salamandridae/Ambystomatidae ; Plethodontidae/Ambystomatidae) ; en revanche, elle est mieux représentée que l'aire olfactive chez les Caudata, les Salamandroidea, les Salamandridae, les *Triturus*, les Ambystomatoidea, les Plethodontidae, les *Plethodon*, les Ambystomatidae. Aussi, nous estimons que cette région peut servir d'indicateur du niveau olfactif des Urodèles. D'une part, il semble que les différences de capacité olfactive soient intenses chez les *Triturus* tandis que les *Plethodon* sont beaucoup plus homogènes de ce point de vue ; d'autre part, l'olfaction semble plus élevée chez les Urodèles arboricoles ou désertiques que chez les fouisseurs (s. l.). *Taricha rivularis* est plus olfactif que *Taricha granulosa* puisque la quasi-totalité des régions olfactives (en particulier la couche des grains du bulbe olfactif principal rostral) sont plus réduites chez cette dernière espèce. Ce résultat est en accord avec d'autres travaux : selon GRANT, ANDERSON et TWITTY (1968), *Taricha rivularis* est incapable de trouver une orientation migratoire convenable si son olfaction est supprimée ; en revanche, d'après LANDRETH et FERGUSON (1967), la migration de *Taricha granulosa* mettrait en cause son tectum opticum.

Conclusions à caractère fonctionnel

Pour l'ensemble des Urodèles, la recherche des coefficients de corrélation liant les volumes des structures télencéphaliques prises deux à deux permet d'apprécier les connexions fonctionnelles les plus probables à l'intérieur du télencéphale :

1. L'apodie du Batracien Apode *Typhlonectes compressicaudus* (D. et B., 1841) s'accompagne d'une encéphalisation beaucoup plus faible que celle des Urodèles.

— Les connexions fonctionnelles du bulbe olfactif accessoire comme de l'épistriatum semblent restreintes. L'information olfactive parcourt le bulbe olfactif principal, des glomérules vers les noyaux mitraux et les grains. Le *nucleus olfactorius anterior* reçoit des informations olfactives du bulbe olfactif principal caudal mais il présente aussi des corrélations fortes avec les centres palliés.

— L'archipallium et le pallium dorsal sont de véritables « carrefours » des connexions fonctionnelles intratélencéphaliques ; de plus ces deux structures présentent entre elles la plus étroite corrélation des 120 relations étudiées. L'archipallium semble être un centre de projection tertiaire des informations olfactives qui proviennent du bulbe olfactif principal caudal via le pallium dorsal. Le pallium latéral est fonctionnellement lié au bulbe olfactif principal caudal mais probablement aussi au striatum et au pallium dorsal.

— Le striatum est en liaison étroite avec des centres olfactifs secondaires (pallium dorsal et pallium latéral), tertiaire (archipallium) et le noyau des commissures. Le noyau antéro-septal et le noyau des commissures présentent le même plan d'organisation fonctionnelle avec le bulbe olfactif principal, le pallium et le striatum. Le septum et le noyau inter-striato-septal entretiennent de bonnes corrélations avec l'aire palliée (archipallium et pallium dorsal). L'amygdale enfin, semble recueillir des informations de nombreuses régions télencéphaliques.

Remerciements

Je remercie M. le Pr R. BAUCHOT d'avoir relu et critiqué mon manuscrit ainsi que M. R. G. TUCK JR. qui a traduit le résumé.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTON, W., 1908. — Beitrag zur Morphologie des Jacobson'schen Organs und der Nasenhöhle der Cryptobranchiaten. *Gegenbaurs morph. Jb.*, Leipzig, **38** : 448-470.
- 1911. — Die Nasenhöhle der Perennibranchiaten (Ein Beitrag zur Phylogenese des Jacobson'schen Organs). *Gegenbaurs morph. Jb.*, Leipzig, **44** : 179-199.
- ARIËNS KAPPERS, C. U., G. C. HUBER et E. C. CROSBY, 1936. — The comparative anatomy of the nervous system of Vertebrates including Man. III. Hafner, New York, 2^e éd. 1960 : 1240-1845.
- BAUCHOT, R., 1963. — L'architectonique comparée, qualitative et quantitative, du diencéphale des Insectivores. *Mammalia*, Paris, **27**, suppl. 1 : 1-400.
- 1967. — Les modifications du poids encéphalique au cours de la fixation. *J. Hirnforsch.*, Berlin, **9** (3) : 253-283.
- 1972 a. — Le degré d'organisation cérébrale des Mammifères. In : GRASSÉ, Traité de Zoologie. Masson, Paris, **16** (4) : 360-384.
- 1972 b. — Encéphalisation et phylogénie. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D., **275** : 441-443.
- BAUCHOT, R., et R. PLATEL, 1971. — Aspects quantitatifs de l'encéphale de *Scincus scincus* (L.) (Reptilia, Sauria, Scincidae). Étude de la variabilité intraspécifique. *Zool. Anz.*, Leipzig, **187** (3-4) : 147-174.

- BAUCHOT, R., et R. PLATEL, 1973. — L'encéphalisation. *La Recherche*, Paris, **4** (40) : 1069-1077.
- BENEDETTI, E., 1928. — Contributo allo studio del sistema nervoso centrale degli Anfibi Urodeli. Il telencefalo dei Tritoni. *Archo. zool. ital.*, Torino, **12** : 1-61.
- 1933. — Il cervello e i nervi cranici del *Proteus anguineus* Laur. *Memorie Ist. ital. Speleol.*, Trieste, sér. biol., Mem. III : 1-80.
- BERGQUIST, H., 1932. — Zur Morphologie des Zwischenhirns bei niederen Wirbeltieren. *Acta zool., Stockh.*, **13** : 57-304.
- BINDEWALD, C. A. E., 1914. — Das Vorderhirn von *Amblystoma mexicanum*. *Arch. mikrosk. Anat. EntwMech.*, **84** (1) : 1-74.
- BONIN, G. VON, 1937. — Brain-weight and body-weight in mammals. *J. genet. Psychol.*, **16** : 379-389.
- BOULENGER, G. A., 1882. — Catalogue of the Batrachia Gradientia s. Caudata and Batrachia Apoda in the Collection of the British Museum. Order of the Trustees, London, 2 éd. : viii + 127 p. + IX pl. (h. t.).
- BRAME, A. H., 1967. — A list of the world's recent and fossil Salamanders. *Herpeton*, Pasadena, **2** (1) : 1-26.
- BRANDT, A., 1867. — Sur le rapport du poids du cerveau à celui du corps chez différents animaux. *Bull. Soc. Impér. Natur.*, Moscou, **4** : 525-543.
- BRUNER, H. L., 1914. — Jacobson's organ and the respiratory mechanism of amphibians. *Gegenbaurs morph. Jb.*, **48** : 157-165.
- BURCKHARDT, C., 1891. — Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von *Triton* und *Ichthyophis*. *Z. wiss. Zool.*, **52** : 369-403.
- BURR, H., 1920. — The transplantation of the cerebral hemispheres of *Amblystoma*. *J. exp. Zool.*, Philadelphie, **30** : 159-169.
- COGHILL, G. E., 1902. — The cranial nerves of *Amblystoma tigrinum*. *J. comp. Neurol.*, **12** (3) : 205-289.
- DODDS, G. S., 1907. — On the brain of one of the salamanders (*Plethodon glutinosus*). *Univ. Colo. Stud. gen. Ser.*, **4** (2) : 97-108 + 2 pl. h. t.
- DURAND, J.-P., 1971. — Recherches sur l'appareil visuel du protée, *Proteus anguinus* Laurenti, Urodèle hypogé. *Annls Spéleol.*, **26** (3) : 498-824.
- ECKER'S A., et R. WIEDERSHEIM'S, 1899. — Anatomie des Frosches auf Grund Eigener Untersuchungen Durchaus Neu Bearbeitet von Dr. Ernst Gaupp. Tome II : Lehre vom Nerven- und Gefässsystem. F. Vieweg und Sohn, Braunschweig, 2 éd., xii + 234 p.
- FINK, R., et L. HEIMER, 1967. — Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. *Brain Res.*, **4** : 369-374.
- FISH, P. A., 1895. — The central nervous system of *Desmognathus fusca*. *J. Morph.*, **10** (1) : 231-286.
- FRANCIS, E. T. B., 1934. — The anatomy of the Salamander. Clarendon, Oxford, xxi + 381 p.
- GABE, M., 1968. — Techniques histologiques. Masson, Paris, v + 1113 p.
- GABE, M., et H. SAINT GIRONS, 1976. — Contribution à la morphologie comparée des fosses nasales et de leurs annexes chez les Lépidosauriens. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, A, **98** : 87 p. + 49 fig. et 10 pl. h. t.
- GAUSS, G. H., 1961. — Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molehe. *Z. Tierpsychol.*, **18** (1) : 60-66.
- GORHAM, S. W., 1974. — Liste des Amphibiens du Monde d'après l'état du 1^{er} janvier 1970. Lingley, Saint John, N.-B., 172 p.
- GOULD, S. J., 1971. — Geometric similarity in allometric growth : a contribution to the problem of scaling in the evolution of size. *Am. Nat.*, Chicago, **105** (942) : 113-136.

- GRANT, D., O. ANDERSON et V. TWITTY, 1968. — Homing Orientation by Olfaction in Newts (*Taricha rivularis*). *Science, Washington*, **160** (3834) : 1354-1356.
- HERRICK, C. J., 1921. — The connections of the vomeronasal nerve, accessory olfactory bulb and amygdala in Amphibia. *J. comp. Neurol.*, **33** : 213-280.
- 1924. — The amphibian forebrain. II. The olfactory bulb of *Amblystoma*. *J. comp. Neurol.*, **37** : 273-396.
- 1933. — The amphibian forebrain. VI. *Necturus*. *Neurol., J. comp.* **58** : 1-288.
- 1948. — The brain of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum*. The University of Chicago press, Chicago et Londres, x + 407 p.
- HIGGINS, G. M., 1920. — The nasal organ in Amphibia. *Illinois Biol. Monogr.*, **6** (1) : 3-90.
- HIRSCH-TABOR, O., 1908. — Über das Gehirn von *Proteus anguineus*. *Arch. mikrosk. Anat., EntwMech.*, **72** : 719-730.
- HOFFMAN, H., 1963. — The olfactory bulb, accessory olfactory bulb, and hemisphere of some Anurans. *J. comp. Neurol.*, **120** : 317-368.
- HOLMGREN, N., 1922. — Points of view concerning forebrain morphology in lower vertebrates. *J. comp. Neurol.*, **34** : 391-459.
- HOMMEYER, B., 1951. — Die Ontogenese cytoarchitektonischer Einheiten im Vorderhirn von *Triturus vulgaris* L. *Zool. Jb., Physiol.*, Jena, **63** (1) : 25-63.
- HUXLEY, J. S., 1932. — Problems of relative growth. Methuen, London, 276 p.
- JERISON, H. J., 1973. — Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New York, xiv + 482 p.
- KINGSBURY, B. F., 1895. — On the brain of *Necturus maculatus*. *J. comp. Neurol.*, **5** : 139-205.
- KOKOROS, J. J., et R. G. NORTHCUTT, 1977. — Telencephalic Efferents of the Tiger Salamander *Ambystoma tigrinum tigrinum* (Green). *J. comp. Neurol.*, **173** : 613-628.
- KRABBE, K. H., 1962. — Studies on the morphogenesis of the brain in some Urodeles and Gymnophions (Amphibians). Morphogenesis of the vertebrate brain, IX. E. Munksgaard, Copenhagen, 50 p.
- KRETH, H., 1930. — Über die Faserzüge im Zentralnervensystem von *Salamandra maculosa* L. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, Leipzig, **23** : 239-320.
- 1931. — Über die Faserzüge im Zentralnervensystem von *Proteus anguineus* Laur. *Z. mikrosk.-anat. Forsch.*, Leipzig, **25** : 376-427.
- KUHLNBECK, H., 1921. — Zur Morphologie des Urodelen vorderhirns. *Jena. Z. Naturw.*, **57** (3) : 463-490 + tahl. 21-24.
- LANDRETH, H., et D. FERGUSON, 1967. — Newts : Sun-Compass Orientation. *Science, Washington*, **158** (3807) : 1459-1461.
- Mc KIBBEN, P. S., 1911. — The nervus terminalis in Urodele Amphibia. *J. comp. Neurol.*, **21** : 261-309.
- MARTOJA, R., et M. MARTOJA, 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson, Paris, 345 p.
- MATTHES, E., 1934. — Sinnesorgane, Geruchsorgan (Amphibia und Reptilia). In : BOLK, GÖRPERT, LUBOSCH et KALLIUS, Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, **2** (2) : 879-986.
- MEDVEDEVA, I., 1968. — Die Homologie des Jacobsonschen Organs bei Anura und Urodela. In : ØRVIG, Current problems of lower vertebrate phylogeny. Proc. 4th. Nobel Symp. Sweden 1967, Almquist et Wiksells, Stockholm : 331-340.
- NAUTA, W. J. H., 1957. — Silver impregnation of degenerating axons. In : WINDLE, New Research Techniques of Neuroanatomy : 17-26.

- NIEUWENHUYSEN, R., 1967. — Comparative anatomy of olfactory centres and tracts. *Prog. br. Res.*, **23** : 1-64.
- NOBLE, G. K., 1931. — The biology of the Amphibia. Dover, éd. 1954, 577 p.
- NORRIS, H. W., 1911. — The rank of *Necturus* among the tailed Amphibians as indicated by the distribution of its cranial nerves. *Proc. Iowa Acad. Sci.*, **18** : 137-143.
- OKAJIMA, K., 1910. — Untersuchungen über die Sinneorgane von *Onychodactylus*. *Z. wiss. Zool.*, **94** : 171-239.
- OSBORN, H., 1883. — Preliminary Observations upon the Brain of *Amphiuma*. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **35** : 177-186.
- 1886. — Observations upon the presence of Corpus Callosum in the brains of the Amphibians and Reptiles. *Zool. Anz.*, **9** : 200-205.
- PARSONS, T. S., 1967. — Evolution of the Nasal Structure in the Lower Tetrapods. *Am. Zoologist*, **7** : 397-413.
- PIATT, J., 1951. — An experimental approach to the problem of pallial differentiation. *J. comp. Neurol.*, **94** : 105-121.
- RAMON Y CAJAL, S., 1911. — Histologie du système nerveux de l'homme et des Vertébrés. H. Maloine, Paris, 993 p.
- RÖHRB, M., 1955. — Vergleichende Untersuchungen an Hirnen verschiedener Urodelen. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **158** (2-4) : 341-420.
- RÖHMIG, P., 1911. — Beiträge zum Studium des Zentralnervensystems der Wirbeltiere. 4 Die markhaltigen Faserzüge im Vorderhirn von *Necturus maculatus*. *Arch. Anat. Physiol.*, **5** : 49-56.
- 1912. — Beiträge zum Studium des Zentralnervensystem der Wirbeltiere. 5 Die Zellarrangements im Vorderhirn der Amphibien mit besonderer Berücksichtigung der Septumkerne und ihr Vergleich mit den Verhältnissen bei *Testudo* und *Lacerta*. *Verh. K. Akad. Wet.*, **2** (17) : 1-23 + 56 fig. h. t.
- RUDEBECK, B., 1945. — Contributions to forebrain morphology in Dipnoi. *Acta zool., Stockh.*, **26** : 9-156.
- SCHUCH, K., 1934. — Das Geruchsorgan von *Triton alpestris*. *Zool. Jb., Anat.*, Jena, **59** : 69-134.
- SEYDEL, O., 1895. — Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Amphibien. Eine Vergleichend-anatomische Untersuchung. *Gegenbaurs morph. Jb.*, **23** : 453-543.
- SNELL, O., 1892. — Die abhängigkeit des hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. *Arch. Psychiatr. Newkrankh.*, **23** : 436-446.
- SÖDERBERG, G., 1922. — Contributions to the forebrain morphology in Amphibians. *Acta zool., Stockh.*, **3** : 65-121.
- STUDNICKA, F. K., 1895. — Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten. *Sber. K. böhm. Ges. Wiss., Math. Naturwiss. classe*, Prague, **33** : 42 p.
- SUMI, R., 1926 a. — Über die Sulei und Eminentiae des Hirnventrikels von *Diemictylus pyrrhogaster*. *Folia anat. jap.*, Tokyo, **4** : 375-388.
- 1926 b. — Über die Morphogenese des Gehirns von *Hynobius nebulosus*. *Folia anat. Jap.*, Tokyo, **4** : 171-270.
- TEISSIER, G., 1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. *Act. Sc. Ind.*, **95** : 1-39.
- 1948. — La relation d'allométrie, sa signification statistique et biologique. *Biometrics*, **4** : 14-53.
- 1961. — Choix des paramètres définissant une relation structurale linéaire dans la pratique biométrique. *Biométr.-Praxim.*, **2** : 137-158.

- THIREAU, M., 1975 *a.* — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. I. Relations intraspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 467-482.
- 1975 *b.* — L'allométrie pondérale encéphalo-somatique chez les Urodèles. II. Relations interspécifiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 483-501.
- 1975 *c.* — Étude cytoarchitecturale qualitative et quantitative du télencéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 297, Zool. 207 : 503-535.
- 1975 *d.* — Variabilité dans l'analyse volumétrique de l'encéphale de *Salamandra salamandra* (L.) (Amphibia, Caudata). *Bull. Soc. zool. Fr.*, Paris, **100** : 375-384.
- 1975 *e.* — Données sur la variabilité volumétrique dans l'analyse de l'encéphale d'*Hydromantes italicus* Dunn (Amphibia, Caudata). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 322, Zool. 229 : 1065-1080.
- 1976. — L'encéphalisation chez les Urodèles. I. Analyse volumétrique de l'encéphale et de ses étages : recherche d'un lot d'espèces de « base ». *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3^e sér., n° 378, Zool. 266 : 527-544.
- 1977. — Analyse volumétrique comparée de l'encéphale, et en particulier du télencéphale des Amphibiens Urodèles. Thèse de Doctorat d'État : ix + 230 p.
- THORN, R., 1969. — Les Salamandres d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord. P. Lechevalier, Paris, iv + 376 p.
- WÄCHTLER, K., 1966. — Die Verbreitung von lysosomalen Enzymen im Urodelengehirn. Ein Beitrag zur Chemoarchitektonik des Zentralnervensystems niederer Wirbeltiere. *Z. wiss. Zool.*, Leipzig, **174** (1-2) : 1-52.
- ZUCKERKANDL, E., 1908. — Das Jacobsonsche Organ. *Anat. Hefte*. II Abt. *Ergebn. Anat. Entw.-Gesch.*, **18** : 801-843.
- 1910. — Über die Wechselbeziehung in der ausbildung des jacobsonschen organs und des riechlappens nebst bemerkungen über das jacobsonsche organ der Amphibien. *Anat. Hefte*. I Abt. *Arb. anat. Inst. Wiesbaden*, **41** (1-2) : 1-73.

Manuscrit déposé le 6 février 1978.